Uso ganadero y diversidad de pastizales. Relaciones con la disponibilidad y el movimiento de propágulos.

Juan Traba Díaz

2000

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS
DEPARTAMENTO INTERUNIVERSITARIO DE ECOLOGÍA

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS
DEPARTAMENTO INTERUNIVERSITARIO DE ECOLOGÍA

Uso ganadero y diversidad de pastizales. Relaciones con la disponibilidad y el movimiento de propágulos.

Memoria presentada para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas por:

Juan Traba Díaz

Este trabajo ha sido dirigido por la Dra. Begoña Peco Vázquez, Catedrática del Departamento de Ecología de la Facultad de Ciencias de la Universidad Autónoma de Madrid.

Madrid, febrero de 2000

Fdo: Juan Traba Díaz

VºBº: Begoña Peco Vázquez

Uso ganadero y diversidad de pastizales. Relaciones con la disponibilidad y el movimiento de propágulos.

Juan Traba Díaz

Si la matemática es el arte de lo perfecto
y la física es el arte de lo óptimo,
la biología no es más que el arte de lo satisfactorio:
cualquier cosa sirve, siempre que funcione

(Sidney Brenner, Genético molecular)

Hey there mister can you tell me
what happened to the seeds I've sown
can you give me a reason, sir, as to wait they've never grown
they've just blown around from town to town
back out on these fields
where they fall from my hand
back into the dirt of this hard land

(This Hard Land, Bruce Springsteen)

A Cristina

A Camino, Sara y Juan

PREFACIO

Casi todos los que hemos recibido la oferta de escribir una tesis doctoral hemos aceptado sin indecisiones. Nadie, o casi nadie, suele plantearse las dificultades que plantea este trabajo, la dureza del trabajo de campo, la lectura de insufribles separatas, los desafueros cerebrales al analizar los datos, al escribir, al corregir...

Bien, ya he acabado, y la indudable satisfacción que produce el entregar, por fin, el maldito manuscrito que tantos desvelos ha generado tiene, sin embargo, un reverso tenebroso: la sensación de que el trabajo podría, siempre, ser mejorado. Esta huida hacia delante ha hecho que la entrega se retrasara una y otra vez, intentando cambiar párrafos, realizar nuevos análisis, perfeccionar, ampliar, enmendar, subsanar... También es la causa de desacoplamientos neuronales que, espero, sean de tipo reversible. Si bien la responsabilidad del resultado es, casi, exclusiva del autor, lo escaso bueno que se pueda extraer de esta tesis es debido al trabajo, el apoyo y el sufrimiento compartido de mucha gente. Para ellos son estas líneas, que pretenden aportar, al mismo tiempo, gratitud, reconocimiento y precisa retribución.

En primer lugar, evidentemente, se encuentra mi directora, Begoña Peco, que, en un arranque de arrebatada locura, decidió ofrecerme la posibilidad de hacer este trabajo, además de ayudarme a conseguir la necesaria financiación. Resultaría pretencioso por mi parte el intentar glosar en este breve espacio su conocimiento y su dedicación, pero sí quiero plasmar la atención, el esmero y la impronta que pone Begoña a todo aquello a lo que se dedica, y que debe rezumar por doquier en esta tesis. Trabajar a su lado ha sido agradable, beneficioso y muy educativo. Gracias, Begoña

La dureza del trabajo de campo (bueno, no tan duro, a menudo se añora) y el tedio de las horas de invernadero hubieran sido insoportables sin la compañía de Catherine Levassor. Si existe alguien que haya dedicado años de su tiempo a esta tesis, salvo el autor evidentemente, esa persona ha sido Catherine. Mis aún escasos y tambaleantes conocimientos botánicos se los debo en su totalidad a Catherine Levassor, investigadora de enorme valía y aún mejor persona, si ello es posible.

Guardo también una enorme gratitud hacia Quico Suárez y Juan Oñate, profesores y amigos ambos. Además de ser mis mentores en este Departamento, su mente sin falsos prejuicios, sus ideas y su apoyo han permitido que, durante gran parte de mi periodo investigador, pudiera abrirme a nuevas posibilidades, aunque estuvieran algo lejos del campus. Con ellos he aprendido y sigo haciéndolo. Junto a ellos, siempre

dispuesto a echar una mano, con la imaginación despierta, sus desmedidos conocimientos y sus ganas de hacer ciencia divertida, está Juan Malo. Él es corresponsable de los diseños muestrales menos ortodoxos y más gratos que he hecho en estos años, además de parte de las interpretaciones de los datos.

En el apartado económico debo reconocer la graciosa y sorprendente aportación que realizó el Ministerio de Educación, al que con gran satisfacción cito en este momento. Para conseguir la beca de la que disfruté durante cuatro años contribuyó desinteresadamente Ecología Aplicada, la empresa de los Carlos (Ley y Rivas). El primero de ellos firmó sin vacilar una renovación tras otra, lo cual no deja de tener cierto mérito. Gracias por estos años de apoyo. Tiempo después, y a pesar de los objetivos planteados por la beca OPIS, mi presente profesional se desarrolla en otra empresa, PROYMASA, que no ha tenido problemas en dejarme el tiempo necesario para terminar este trabajo. Gracias a Luis, a José María y especialmente a Pablo, por confiar en mi. Y, cómo no, a Mónica, a Gema, a Chema y a Iván, por hacer más divertido el trabajo.

Entrando de lleno en terrenos farragosos, desde el principio compartí despacho, risas, algunas frustraciones y numerosas borracheras con Atila; y lo mismo, menos despacho, con Jorge, Jesús, Miguel, Susana, Salva y algunos de los antes mencionados. A este lamentable grupo se unió, algo más tarde, el inefable Carlos Cummings, al que le tengo que agradecer, entre otro montón de cosas, su amistad (y la de Pilar). No me olvido de otros compañeros: Marta, en mis titubeantes inicios; Sagra, Israel, Paco, Ana, Laura, y el resto de becarios y similares del Departamento. Todos han tenido que soportar mis humores variables. Mil disculpas, chicos.

Antonio, *cocodrilo*, y Andrés, el *medio*, me han honrado con una amistad que ha soportado incólume el paso del tiempo y de la distancia. Así, cuando me ha hecho falta echar un trago o una lágrima, ellos han estado siempre dispuesto a lo primero, lo cual agradezco. Ellos, y otros pacientes amigos, como Marta y Luisa, Chiqui y Almudena, Fernando, Tato, Mowgli o Vicente.

Mi, afortunadamente, nutrido grupo de amigos ha sufrido, en distintas medidas, mis accesos de angustia. Gracias por vuestra compañía, Marina, Paloma y Oscar (en despachos cercanos), Pablo, Felipe, Marga, Manolo, Bea, Yolanda, Fernando, Luis, Eva, Maribel, David, Marta, Jesús y Bea, Chechu, Maga y Elena, Fernando, David (¿me olvido de alguien?).

En esta detallada relación de compañeros no pueden faltar los del fútbol. Entre sus gloriosas gestas destacan la creación del tercer tiempo y que los viernes hayan sido, durante tantos años, el único día que existía en el calendario. Gracias a gente como Ricardo Garbançao, los Machimba (Javier y Ramón), Josito, Carlos Gordo, Javi el Loco, Dani, Pedrito, Benito, Roberto y tantos otros. Menuda banda.

Un párrafo aparte merecen algunos de los más aventajados conversadores con los que me he topado. Gracias a mis mejores camareros: José, Paco, Ernesto, Carmelo, Antonio, Roberto Calamar y a muchos otros, desconocidos pero igualmente eficientes.

Mi familia ha sido, como suele ser habitual, un enorme apoyo que, no sin cierto escepticismo, digo yo, ha mirado pacientemente cómo se superaban, una tras otra, todas las fechas que un servidor, ingenuamente, se iba exigiendo para la entrega. A pesar de mis desatinos, nunca me han faltado unas buenas conversaciones sobre todo lo humano y lo divino (esto menos), útiles herramientas de limpieza cerebral cuando la neurona se acatarra. Y, por supuesto, suministros de intendencia, cuando era necesario. Un beso para todos: María, Juan, Marisa, Rosa, Camino, Sara y Juan.

Todos los mencionados, y muchos más de quienes sin duda me olvido, han ayudado de manera extraordinaria para poder finalizar esta tesis. Sin embargo, sólo existe una persona sin la cual hubiera sido absolutamente imposible imaginar el final de este embrollo, que me ha acompañado en los momentos buenos y en los malos, me ha ayudado en todas y cada una de las fases del trabajo, con quien disfruto todos los días, pero a la que también he hecho sufrir, sin dedicarle el tiempo que merece y que prometo recuperar. Esta tesis está dedicada a ella. Gracias, Cristina.

CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN

1.1. Pastizales y matorrales. El ganado como creador de diferencia

Los pastizales mediterráneos de dehesa ocupan una superficie aproximada de 3,1 millones de ha en la Península (Díaz *et al.*, 1997), si se incluye a aquellas zonas arboladas en baja densidad y con un pasto sometido al consumo por el ganado. Este tipo de sistemas es el resultado de la interacción entre las características ambientales, la vegetación y el ganado, interacción promovida y facilitada por la intervención humana. El ganado, en concreto, se considera una de las principales fuerzas modeladoras del paisaje vegetal en la cuenca del Mediterráneo, ejercida desde el Neolítico (Papanastasis, 1998). La presión del ganado debe ser acorde a las capacidades del territorio, y tanto una densidad excesiva como un abandono del uso pastoral provocan cambios fundamentales en la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas.

Estos sistemas agrosilvopastorales han entrado en crisis en las últimas décadas por diversas razones, aunque principalmente económicas (Baldock *et al*, 1994). Los cambios se han relacionado con dos procesos diferentes pero acompasados: Por un lado, se ha producido una tendencia hacia la intensificación de la ganadería, acantonando las cabañas en áreas pequeñas y muy productivas. Esto ha llevado, a su vez, a un fenómeno de abandono de grandes áreas marginales, menos productivas, algo atenuado últimamente por la política de subvenciones de la Unión Europea, aunque aún de gran impacto en numerosas zonas del país (Peco *et al.*, 1993).

Grandes áreas de la Península Ibérica están manifestando las consecuencias del abandono de las prácticas ganaderas tradicionales, con la consiguiente expansión de las comunidades de matorral sobre antiguos cultivos y pastizales (Baldock *et al.*, 1994). Esto provoca una serie de cambios sustanciales, en principio sobre la estructura o el paisaje vegetal, fácilmente aprehendibles por un observador. Las especies herbáceas perennes de gran talla y las leñosas se hacen más frecuentes, mientras que las postradas o en roseta y las anuales tienden a desaparecer (Noy-Meir *et al.*, 1989).

Pero la invasión del matorral también provoca modificaciones sobre aspectos menos conspicuos de los sistemas ecológicos, como alteraciones de los ciclos

biogeoquímicos o de la riqueza y la diversidad en especies (Hobbs y Mooney, 1986). La proliferación del matorral disminuye el espacio disponible para las especies pratenses, con lo que decrece la productividad, el valor nutritivo del pasto (Naveh, 1974; Bernáldez, 1991) y la riqueza de especies (Noy-Meir *et al.*, 1989; Montalvo *et al.*, 1991, 1993), especialmente a pequeña escala (Traba *et al.*, 1997).

Una de las especies protagonistas de estos procesos en áreas marginales del Centro Peninsular es el cantueso (*Lavandula stoechas* subsp. *pedunculata*), de gran potencial colonizador, especialmente cuando disminuyen los fenómenos de perturbación recurrente, como puede ser el ganado (Herrera, 1991). Los cambios inducidos por el proceso invasor de esta especie sobre antiguos pastizales son poco conocidos (Herrera, 1991; 1997), especialmente sobre parámetros básicos de descripción de la estructura de las comunidades vegetales, como son la riqueza y la diversidad.

1.1.1. Influencia del ganado sobre la vegetación

Los pastizales pastoreados del área Mediterránea son sistemas ricos en especies: 130 especies/0,1 ha (Marañón, 1985b) y 30 especies/400 cm^2 (Pineda *et al.*, 1981b). Las razones que han permitido una elevada riqueza y diversidad de especies han sido, fundamentalmente, las condiciones climáticas, con periodos fuertes de sequía en verano y una elevada impredecibilidad de las precipitaciones, y las características particulares de manejo del territorio que se han ejercido desde tiempos ancestrales, con rotación itinerante, siembra sin abonado y pastoreo por ganado en régimen extensivo.

La influencia de las particularidades climáticas ha sido investigada en profundidad, analizando la importancia de determinadas condiciones meteorológicas en el momento de la regeneración sobre la composición florística de pastizales anuales mediterráneos. Se ha constatado que el momento de llegada de las lluvias otoñales tiene consecuencias drásticas sobre el espectro florístico de los pastizales de terófitos (Peco, 1989; Peco *et al.*, 1998a), influyendo sobre la germinación y supervivencia de plántulas de ciertas especies (Espigares y Peco, 1993, 1995; Espigares, 1994).

Las características de explotación del territorio han sido, también, profusamente investigadas. Mediante la utilización de clausuras para grandes herbívoros se han detectado incrementos de la fitomasa y la producción, a medida que la sucesión progresa, especialmente en las partes bajas de las laderas, aunque en las etapas pioneras no se mantiene este patrón (Casado *et al.*, 1985). También se ha

determinado que, con el transcurso de la sucesión tras la roturación, el número de especies aumenta hasta un máximo en los estados intermedios (Pineda *et al.*, 1981a; Peco *et al.*, 1983b). Los microrrelieves creados por el arado determinan la estructura de la vegetación (Sterling *et al.*, 1983), aunque procesos geomorfológicos a mayor escala (posición en la ladera) influyen también decisivamente en la composición de las comunidades vegetales (De Pablo *et al.*, 1982).

La influencia del ganado sobre la vegetación, ha recibido bastante atención. En primer lugar debe mencionarse la controversia creada acerca del carácter perturbador o no del pastoreo sobre la dinámica de la vegetación. Algunos autores han considerado que el pastoreo no es una perturbación, sino un proceso ecológico natural capaz de producir impactos significativos sobre las comunidades vegetales (Proulx y Mazumder, 1998). Otros, por el contrario, entienden la herbivoría como una perturbación típica de los pastizales (Huston, 1979; Collins y Uno, 1985; Grubb, 1985), consideración que, en líneas generales, se adapta a lo expuesto en esta tesis.

Independientemente del punto de vista, que a menudo parece una cuestión de matices, la influencia del pastoreo sobre la vegetación ha sido estudiada abundantemente y con resultados variables. Algunos autores han detectado una influencia positiva del pastoreo moderado sobre la riqueza y la diversidad de los pastizales mediterráneos: (Puerto *et al.*;1990; Montserrat y Fillat, 1991; Montalvo *et al.*; 1993). Los procesos involucrados en este incremento se han relacionado con una alteración de las relaciones de competencia, mediante la reducción de la exclusión competitiva (Huston, 1979), con cambios inducidos sobre la estructura de la vegetación (Collins y Uno, 1985), en la jerarquía de dominancia (O'Connor y Pickett, 1992), en los tipos morfológicos y funcionales (Noy-Meir, 1998) y en la composición florística (Milchunas y Lauenroth, 1993; Bullock *et al.*, 1995)

También se ha establecido la contribución de la endozoocoria por herbívoros en el mantenimiento de las comunidades (Malo y Suárez, 1994; 1995a, b y c), constatando que la endozoocoria es capaz de introducir especies ausentes de la vegetación, generando un fenómeno de homogeneización espacial a escala paisajística. En otras ocasiones se ha subrayado la importancia que tienen los procesos dispersivos relacionados con los usos ganaderos tradicionales en la riqueza de especies (Jackel y Poschold, 1996; Poschlod *et al.*, 1998).

Otros trabajos, por el contrario, defienden la influencia negativa del pastoreo sobre la vegetación (para contrastar trabajos ver, entre otros: Harper, 1977; Naveh y Whittaker, 1979; Milchunas *et al.*, 1989; Noy-Meir *et al.*, 1989; Noy-Meir, 1990; Briske y Noy-Meir,

1998) e incluso algunos autores determinan la ausencia de efectos (Milberg y Hansson, 1994; García-González *et al.*, 1998), y que la dinámica de las comunidades vegetales es más dependiente de otros aspectos, como la productividad (Proulx y Mazumder, 1998), el clima e historia evolutiva (Milchunas *et al.*; 1988), la competencia (Maschinski y Whitman, 1989), etc.

1.1.2. Influencia del ganado sobre los bancos de semillas

Los pastizales mediterráneos presentan un elevada tasa de sustitución o rotación (*turnover*) de especies, que se manifiesta especialmente a pequeña escala (Rusch y van der Maarel, 1992; van der Maarel y Sykes, 1993). A esta rotación se le suma el hecho de que la mayoría de estas especies son terófitos, por lo que el resultado directo es una fuerte dependencia de las semillas para la regeneración de las comunidades vegetales.

Si la influencia del abandono de las prácticas ganaderas sobre la vegetación es todavía de naturaleza abstrusa, aún lo es más el impacto que genera la herbivoría sobre los bancos de semillas. En algún caso se ha constatado que parte de las semillas que se pierden tras el cese del pastoreo corresponde a especies de carácter transitorio (Traba *et al.*, 1996), aunque también otras especies pueden persistir durante largo espacio de tiempo tras el abandono (Bakker *et al.*, 1996a).

Algunos trabajos afirman que el pastoreo puede aumentar la densidad de semillas (Major y Pyott, 1966; Harper, 1977; Donelan y Thompson, 1980; Russi *et al.*, 1992; Bakker *et al.*, 1996a). Estos incrementos pueden ser debidos al incremento inducido por el ganado de especies anuales, con semillas pequeñas y numerosas (McIntyre *et al.* 1995; Noy-Meir, 1998) o a un efecto positivo sobre la producción de semillas (Russi *et al.*, 1992; Briske y Noy-Meir, 1998). En casos particulares se ha comprobado que el consumo por el ganado provoca una mayor producción de semillas, o sobrecompensación (Owen y Wiegert, 1981, 1982; Paige y Whitman, 1987), aunque otros autores rechazan categóricamente la idea (p.e., Belsky, 1986).

De hecho, varios trabajos comentan la influencia negativa del pastoreo sobre la densidad de semillas en el banco del suelo (Milberg, 1995; Jutila Erkkilä, 1998), la ausencia de respuesta al ganado (Milchunas *et al.*, 1993) o la existencia de respuestas variables dependientes de la especie y de la comunidad en la que se enclava (Traba *et al.*, 1996; Ortega *et al.*, 1997).

En cualquier caso, la conclusión más relevante que se puede extraer de esta breve revisión es que no se conocen en profundidad las consecuencias que puede tener el abandono de las prácticas ganaderas sobre la naturaleza y el funcionamiento de los bancos de semillas del suelo, a pesar de las importantes implicaciones que tienen sobre las comunidades vegetales (Warr *et al.*, 1993). Se ha determinado su importancia en la conservación y restauración de comunidades vegetales (Bakker *et al.*, 1991; McDonald *et al.*, 1996; Bakker *et al.*, 1998; Strykstra *et al.*, 1998a) o como predictores de la respuesta de la vegetación a cambios en el clima o en el uso del territorio (Bekker *et al.*, 1997; Bekker *et al.*, 1998a). Sin embargo, y desde una óptica algo más modesta o local, lo habitual es encontrar trabajos que ponen de manifiesto la influencia del banco de semillas en la composición florística de la vegetación (Levassor *et al.*, 1990; Milberg y Hansson, 1994; Ortega *et al.*, 1997; Peco *et al.*, 1998).

Queda asimismo por elucidar la influencia que tiene la interrupción de los flujos dispersivos ligados al ganado sobre la diversidad, a pesar de haber sido señalados como mecanismos primordiales para entender la dinámica de las comunidades vegetales (Bakker *et al.*, 1996b; Jackel y Poschold, 1996; Fischer *et al.*, 1996; Poschlod y Bonn, 1998; Poschlod *et al.*, 1998).

Se han estado comentando variadas razones para acometer un estudio sobre la influencia del ganado sobre los bancos de semillas. Sin embargo, aún no se ha hecho una introducción general al concepto de bancos de semillas y al destino de una diáspora desde el momento en que cae al suelo. Véase a continuación una breve aproximación al concepto de banco del suelo, que servirá de prólogo a las posteriores introducciones en la materia que se realizan en cada uno de los capítulos de esta tesis.

1.2. Bancos de semillas del suelo. ¿Qué son y cómo funcionan?

Un banco de semillas o reserva de semillas es un conjunto de propágulos no germinados pero viables, potencialmente capaces de germinar y ocupar un espacio en la estructura vegetal establecida. Estos propágulos pueden ser semillas *sensu stricto*, frutos, cariópsides, etc. Algún autor ha utilizado el concepto de "población viable pero enterrada de plantas", en el que incluye, junto a las reservas de semillas, a otros meristemos o parte vegetativas de una planta adulta que pueden permanecer latentes durante cierto tiempo y posteriormente constituir un individuo adulto (por ejemplo, los bulbos de algunas familias como Liliáceas, Amarilidáceas, Ranunculáceas, etc., o de algunos géneros de Gramíneas, como es el caso de *Poa bulbosa*) (Harper, 1977).

Un banco de semillas es funcional sólo si las semillas en él presentes se encuentran viables, es decir, disponibles para la germinación[1]. Las semillas pueden permanecer en estado latente durante periodos variables de tiempo, incluso hasta que se presentan las condiciones adecuadas para su germinación. La latencia de las semillas, también llamada dormancia o dormición, puede ser inherente o primaria, es decir, presente en las semillas recién depositadas en el banco del suelo o bien secundaria o impuesta por el almacenaje (Fenner, 1985; Baker, 1989). Existe amplia literatura sobre los tipos de latencia y su relación con parámetros ecológicos (ver p.e.: Fenner, 1985; Lang *et al.*, 1987; Junttila, 1988; Baskin y Baskin, 1989; Vleeshowers *et al.*, 1995), pero, en líneas generales, este fenómeno es de naturaleza compleja, y las características o exigencias para su supresión muy diversas, por lo que no todas las semillas, ni siquiera dentro de la misma especie, se comportan de la misma manera e incluso la coexistencia de especies amplía la variabilidad de la respuesta (Baker, 1989).

Los flujos de entrada y de salida de semillas al y del banco del suelo se pueden intentar modelizar, al menos esquemáticamente, en unos breves trazos (figura 1.1). La entrada de semillas al banco sería por distintos procesos dispersivos, el más importante de los cuales sería la denominada lluvia de semillas (Simpson *et al*, 1989), concepto que se puede interpretar como el conjunto de procesos que involucra la dispersión local o cercana, desde el individuo productor hasta el suelo.

[1] De aquí en adelante, y para facilitar la lectura del texto, se denominará semillas a todos los propágulos presentes en el banco del suelo, ya sean semillas en sentido estricto o cualquier otro tipo de diáspora.

Por supuesto, la dispersión no tiene por qué ser únicamente de carácter local, sino que una semilla puede ser transportada a distancias más o menos lejanas de su progenitor por muy diversos medios, tanto propios de la semilla (sistemas balísticos, pro ejemplo), como con ayuda de elementos secundarios (agua, viento, animales), para lo que, por cierto, puede estar mejor o peor adaptada. El destino variable de una semilla no finaliza en el momento en que se deposita sobre el suelo, bien por sus propios medios, bien porque finaliza el transporte desde el parental. En este punto comienza lo que Chambers y MacMahon (1994) denominaron la Fase II de la dispersión, que incluye tanto los movimientos horizontales como los verticales de una semilla en el suelo.

Una vez que una semilla se ha incorporado al banco del suelo, como se ha comentado anteriormente, puede permanecer latente hasta encontrar las condiciones adecuadas para germinar. De hecho la germinación parece ser la principal causa de vaciado de los bancos de semillas, al menos en sistemas sometidos a fuertes perturbaciones y cambios, como los cultivos, los pastizales con ganado, etc.

En el caso de que la semilla no encuentre las mencionadas condiciones para germinar, es posible que adquiera latencias secundarias que le permitan subsistir durante largos periodos de tiempo en el suelo, hasta que sea posible la germinación. Este estado latente puede ser provocado por distintos agentes, como la cobertura de líquenes o musgos, la acción de gusanos, etc. La latencia de las semillas puede ser rota por muy diversos factores, que muy a menudo actúan en conjunto, como estratificación por frío, abrasión de la cubierta de la semilla, disponibilidad de oxígeno, eliminación de inhibidores químicos por lavado, régimen de luz, etc.

Durante el tiempo que permanece en latencia, una semillas puede ser consumida por granívoros, atacada por patógenos, almacenada por hormigas para su alimentación con toda o parte de la semilla, ser transportada a lugares más o menos lejanos por animales, viento o agua, enterrarse en el suelo por mecanismos propios o ajenos, etc. y llegar a morir por senescencia. Claro que también puede encontrar la situación óptima para germinar y luego morir antes de establecerse con éxito en la vegetación. La vida de una semilla es más ajetreada de lo que parece.

Estos procesos son los que, en resumen, controlan la densidad de semillas y la composición de especies del banco del suelo, y le imprimen la característica impronta de almacén o reserva genética de las comunidades vegetales.

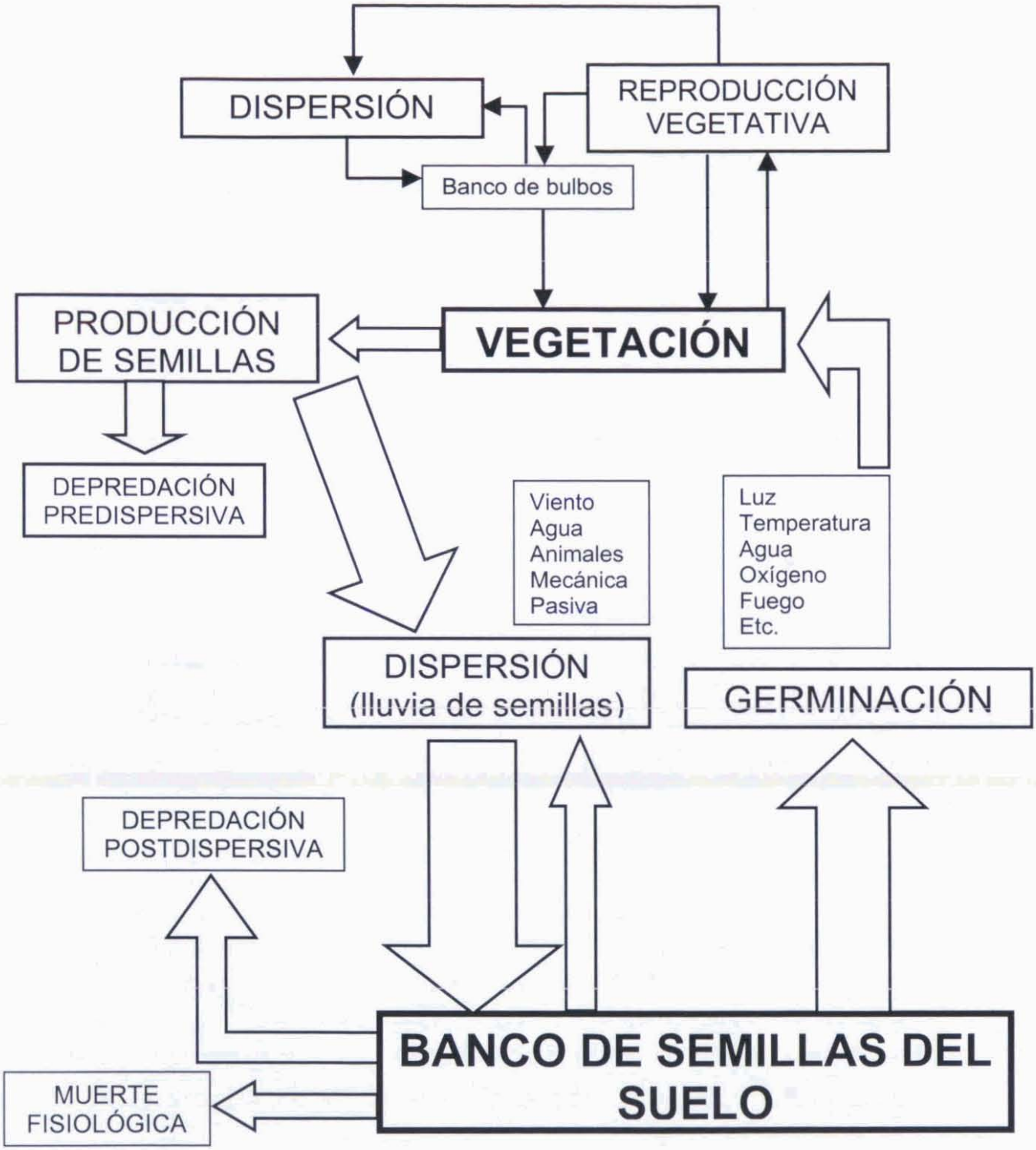


Figura 1.1. Modelo general de flujos de entrada y salida de semillas del banco del suelo. El grosor de las flechas muestra la importancia relativa de cada uno de los procesos (modificado de Simpson *et al.*, 1989).

1.3. Antecedentes de los estudios sobre bancos de semillas

Normalmente se cita como precursor de los estudios sobre bancos de semillas a Charles Darwin, en su obra de 1859, *The origin of the species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*, (editorial Murray, Londres), aunque parece ser que Teofrasto (372-287 a.C.) ya hizo referencia a la resistencia a la germinación que mostraban algunas semillas (en Baker, 1989).

Aparte de estas añejas aproximaciones, a lo largo de este siglo se ha ido avanzando, de manera dispar y fragmentada pero inexorable, en el estudio de los bancos de semillas. Desde los primeros trabajos que mencionaban el banco del suelo como factor primordial en el funcionamiento de las comunidades (Brenchley, 1918; Brenchley y Warington, 1930; Chippindale y Milton, 1934; Champness y Morris, 1948; Major y Pyott, 1966) hasta la actualidad, el conocimiento acerca de la ecología de los bancos de semillas del suelo ha evolucionado mucho (ver revisiones generales en Roberts, 1981; Cavers, 1983; Fenner, 1985; Leck *et al.*, 1989; Fenner, 1992; Cavers, 1995). Se ha profundizado en la descripción de los bancos de semillas de distintas regiones, especialmente del Norte de Europa (Thompson, 1978; Bekker *et al.*, 1998b; Thompson *et al.*, 1998), en los procesos ligados a la dispersión de propágulos (Howe y Smallwood, 1982; Janzen, 1984; Sorensen, 1986; Willson, 1992; Chambers y MacMahon, 1994), a la depredación (Janzen, 1971; Louda, 1989; Povey *et al.*, 1993; Maron y Simms, 1997), a la persistencia de las semillas en el suelo (Thompson y Grime, 1979; Roberts, 1986; Thompson, 1993; Thompson *et al.*, 1997), etc.

En sistemas mediterráneos no existe, sin embargo, tanta exhuberancia investigadora, a pesar de los fructíferos trabajos realizados en Israel (Ellner y Shmida, 1981; Holzapfel *et al.*, 1993), Francia (Lavorel *et al.*, 1995) y especialmente España (Marañón, 1985a; Marañón, 1986; Levassor *et al.*, 1990; Peco *et al.*, 1991; Espigares y Peco, 1993; Reiné y Chocarro, 1993; Ortega, 1994; Espigares y Peco, 1995; Marañón, 1995; Traba *et al.*, 1996; Ortega *et al.*, 1997; Marañón, 1998; Peco *et al.*, 1998b). Entre las conclusiones más sobresalientes destacan las variaciones estacionales observadas en el contenido de semillas germinables de los bancos, con máximos en el verano y el otoño y mínimos en primavera (Bartolome, 1979; Marañón 1985a; Russi *et al.*, 1992; Ortega *et al.*, 1997). También se han observado variaciones de la composición florística en relación con gradientes altitudinales (Ortega *et al.*, 1997) y en la similitud entre los bancos de semillas y la vegetación (Peco *et al.*, 1998b).

1.4. Planteamiento y organización general de la tesis

El diseño de este trabajo se ha basado en la detección de los cambios que el abandono del uso ganadero puede generar sobre determinados parámetros de las comunidades vegetales, fundamentalmente la riqueza de especies y la composición florística de la vegetación y de los bancos de semillas, entendidos como un conjunto inseparable que da forma al denominado *pool* de especies (Zobel *et al.*, 1998). Esta decisión se fundamentó principalmente en la escasez de conocimientos acerca de la influencia del ganado sobre la estructura y el funcionamiento de los bancos de semillas. Trabajos previos del Departamento de Ecología de la U.A.M. habían efectuado una primera prospección sobre estos aspectos (Ortega, 1994; Traba *et al.*, 1997; Ortega *et al.*, 1997; Peco *et al.*, 1998b), aunque las características manipulativas de estos experimentos y la cantidad de variables analizadas impidió extraer conclusiones definitivas sobre la influencia del ganado en los bancos de semillas y en la vegetación. De esta manera, el paso inicial e ineludible sería realizar una descripción cuantitativa y cualitativa precisa de los bancos del suelo en dos sistemas comparables, sometidos a diferente uso ganadero, y de la vegetación que se dispone sobre ellos.

Otro de los aspectos inexplorados hasta el momento, al menos en parte, era la entidad de los procesos de dispersión de semillas sobre la estructura y la dinámica de los bancos del suelo y de la vegetación. Así pues, tras la detección de las pautas de comportamiento de persistencia de las especies y los sistemas en su conjunto, y tras establecer las relaciones comparativas entre el banco del suelo y la vegetación, la segunda parte del trabajo se dedicó a comprobar la importancia relativa de los distintos fenómenos de dispersión de semillas, y su relación con el uso ganadero.

La decisión de acometer el estudio de un ciclo completo del banco de semillas, profundizando en la potencia de entrada de semillas en el suelo, en las relaciones dinámico-temporales con la vegetación, en las estrategias de persistencia de las semillas y en los cambios entre especies de estas estrategias permitió diseñar el trabajo de una manera jerárquica, incluyendo en esta jerarquía las fechas para la toma de muestras.

Entre las preguntas específicas que se planteó responder con este trabajo están:

* ¿Qué diferencias existen en la estructura y la composición de la vegetación en dos sistemas sometidos a diferente uso ganadero? ¿Qué sistemas son más homogéneos en la distribución o estructura espacial de sus especies?

* ¿El tamaño y la composición del banco de semillas del suelo están influidos por el abandono de las prácticas ganaderas a largo plazo? ¿Existen diferencias en la dinámica temporal de los bancos de semillas dependientes del distinto uso pastoral que se haga del territorio? ¿Son más homogéneos los bancos de semillas de los sistemas pastoreados que los de los no pastoreados?

* ¿Tienen diferentes estrategias de persistencia las especies en función del uso ganadero, o se trata de caracteres ligados intrínsecamente a cada especie y no varían entre sistemas?

* ¿Cuál es el comportamiento general de las especies del banco de semillas de cada sistema? ¿Se pueden detectar diferencias en las pautas de transitoriedad *vs.* persistencia de las zonas de estudio?

* ¿Qué tipo de relación existe entre la vegetación y el banco de semillas? ¿Se parecen las composiciones florísticas? ¿Se incrementa la similitud vegetación-banco con el pastoreo o, por el contrario, disminuye?

* ¿Cuál es la entidad de los diferentes procesos dispersivos que se pueden producir en estos sistemas? ¿Existen diferencias en los flujos de semillas en función del uso ganadero?

* ¿Tienen influencia los vectores de dispersión en la composición de los bancos de semillas y de la vegetación? ¿Es posible modificar la estructura vegetal modificando los vectores de dispersión, o son más poderosos los condicionantes ambientales a la hora de expresar la vegetación?

La estructura de la tesis que se presenta se ha elaborado siguiendo el desarrollo lógico de la investigación, en forma de capítulos independientes que, en un primer y rápido vistazo, podrían agruparse en dos bloques fundamentales: Tras la tradicional descripción de las zonas de estudio y de las metodologías utilizadas, se encontraría el primero, dedicado a la descripción detallada de la vegetación y del banco del suelo en los dos sistemas en estudio, con la detección de las diferencias en la estructura y la variabilidad espacio-temporal (capítulos 3 y 4), así como en las estrategias de

persistencia de las semillas y las relaciones entre el banco del suelo y la vegetación (Capítulo 5).

En un segundo gran bloque se integrarían aquellos capítulos dedicados al análisis de la importancia de los diferentes procesos dispersivos y en su influencia en la entrada de semillas al banco del suelo, tanto a pequeña como a gran distancia. Concretamente, en el Capítulo 6 se examina la entidad de los procesos de dispersión aérea a corta distancia, lo que algunos autores han venido a llamar la *auténtica* lluvia de semillas (Simpson *et al.*, 1989), mientras que el Capítulo 7 se centra en procesos dispersivos mediados, bien por animales (endo y exozoocoria), bien por el viento (anemocoria).

Dentro de este segundo bloque se debería incorporar el Capítulo 8, que se ha elaborado de manera experimental con objeto de profundizar en alguna de las razones que podrían explicar la estructura y la composición de la vegetación; más específicamente, en la fuente de variación que puede suponer sobre algunos parámetros de la comunidad vegetal la exclusión de determinados mecanismos dispersivos.

Finalmente, el Capítulo 9 realiza una recapitulación somera de las conclusiones más relevantes de este trabajo, junto con un avance sobre algunos aspectos desconocidos del banco de semillas.

CAPÍTULO 2. ÁREA DE ESTUDIO Y MÉTODOS GENERALES

2.1. Descripción de las zonas de estudio

Como se ha expuesto en el capítulo anterior, el objetivo del estudio es caracterizar la influencia del pastoreo sobre la estructura y la dinámica de la vegetación y del banco de semillas. Para ello se necesitaban dos zonas similares en cuanto a sus características ambientales generales, pero que se encontraran sometidas a diferente uso ganadero: una con un aprovechamiento pastoral tradicional y la otra en situación de abandono.

La zona pastoreada se localizó en la "Dehesa de Moncalvillo", finca de 1.348 Ha de superficie perteneciente al municipio de San Agustín de Guadalix, situada a unos 35 Km al norte de Madrid (40º 38' N; 3º 70' S) y dedicada desde antaño a la explotación tradicional de dehesa, con ganado en régimen extensivo, ausencia total de labores agrícolas y algo de explotación forestal.

La zona abandonada del uso ganadero se localizó en los terrenos de varias fincas adyacentes a la Dehesa de Moncalvillo, en régimen de multipropiedad, y en las que no se realizan prácticas ganaderas efectivas desde hace al menos 45 años.

Las zonas de estudio son adyacentes y se encuentran separadas únicamente por una tapia de piedra, de 1,5 m de altura aproximada, escasa altura pero que impide eficazmente el tránsito de animales entre una finca y las otras.

2.1.1. Características generales

Ambas zonas de estudio se asientan sobre gneises del bloque del Cerro de San Pedro, primera de las teclas elevadas o escalones (*horst*) del macizo ígneo-metamórfico de la Sierra del Guadarrama. Aunque en el borde S y SE de la Dehesa de Moncalvillo, así como en el lado E de las fincas de Pedrezuela, aparecen calizas cretáceas, las dos zonas estudiadas se localizan sobre gneis.

Estos materiales han dado lugar a suelos ácidos, sueltos y poco profundos, bastante homogéneos dentro de cada zona de estudio, aunque con claras diferencias en

textura, estructura y composición de nutrientes entre zonas pastoreadas y no pastoreadas. En general, pertenecen a la clase Xeroranker, sobre gneis, asociados a Tierras pardas meridionales y Litosuelos. Efectivamente, en las inmediaciones de las zonas de estudio abundan los afloramientos líticos, especialmente al ascender por las laderas del Cerro de San Pedro, y solamente en aquellas áreas donde la vegetación protege más el suelo, este evoluciona hacia tierras pardas meridionales. En las zonas no pastoreadas, donde existe una menor protección por parte de la vegetación, los procesos erosivos prosperan, produciendo suelos pobres por pérdida selectiva de los materiales más finos. En este mismo sentido, la textura del suelo varía de limo-arcillosa (en las zonas pastoreadas) a arenosa o limo-arenosa (en las abandonadas).

Las dos zonas de trabajo se sitúan en la cuenca hidrográfica del río Guadalix, cauce tributario del río Jarama, cuyo caudal se ve regulado por la presencia, aguas arriba, del embalse del Vellón, o de Pedrezuela.

El clima de la zona de estudio es mediterráneo continental, con un periodo seco en verano y precipitaciones concentradas en otoño y primavera (figura 2.1).

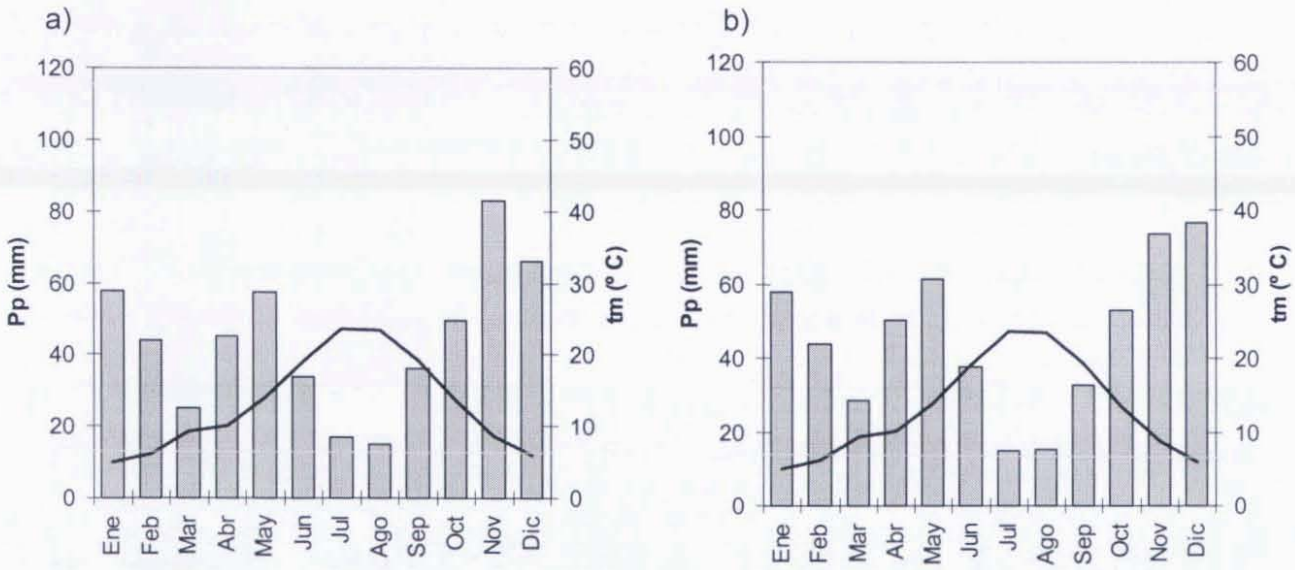


Figura 2.1. Climograma de la estación de helicópteros del Cerro de San Pedro **(a)** y de la estación de El Vellón **(b)**. Los datos de temperatura son idénticos en los dos casos y corresponden a la estación del Cerro de San Pedro, ya que El Vellón no dispone de datos de temperatura. Fuente: Instituto Nacional de Meteorología, 1978-1998 (21 años).

La precipitación media oscila en torno a los 540 mm anuales, con alta variabilidad interanual, temperatura media alrededor de 13,2° C, y un periodo seco que abarca entre 3 meses y medio y cuatro meses (junio-septiembre).

Durante los años en los que se ha realizado el trabajo, la precipitación ha sido mayor de lo habitual (figura 2.2). Así, en el periodo 1978-1995, la precipitación media anual fue de 502 mm, mientras que en el periodo septiembre-agosto de 1995-1996 la precipitación fue de 726 mm y en el mismo periodo del ciclo 1996-1997 fue de 716 mm. El ciclo 1997-1998 mostró valores similares, con una precipitación de 712 mm, aunque la mayoría de las lluvias se registraron durante el invierno de 1997.

A pesar de una precipitación más alta, los años de trabajo presentaron una sequía estival tan acusada como la media de los 18 años anteriores. La diferencia en las precipitaciones procede de una mayor cantidad de lluvia caída durante el invierno, y también en el mes de mayo (figura 2.2). Debe ser destacado, para interpretaciones de los resultados posteriores, que el año 1997, a pesar de sus valores superiores a la media, registró sólo 2,8 mm de lluvia durante los meses de Febrero y Marzo, en la estación del Cerro de San Pedro, o de 1,4 en la de El Vellón.

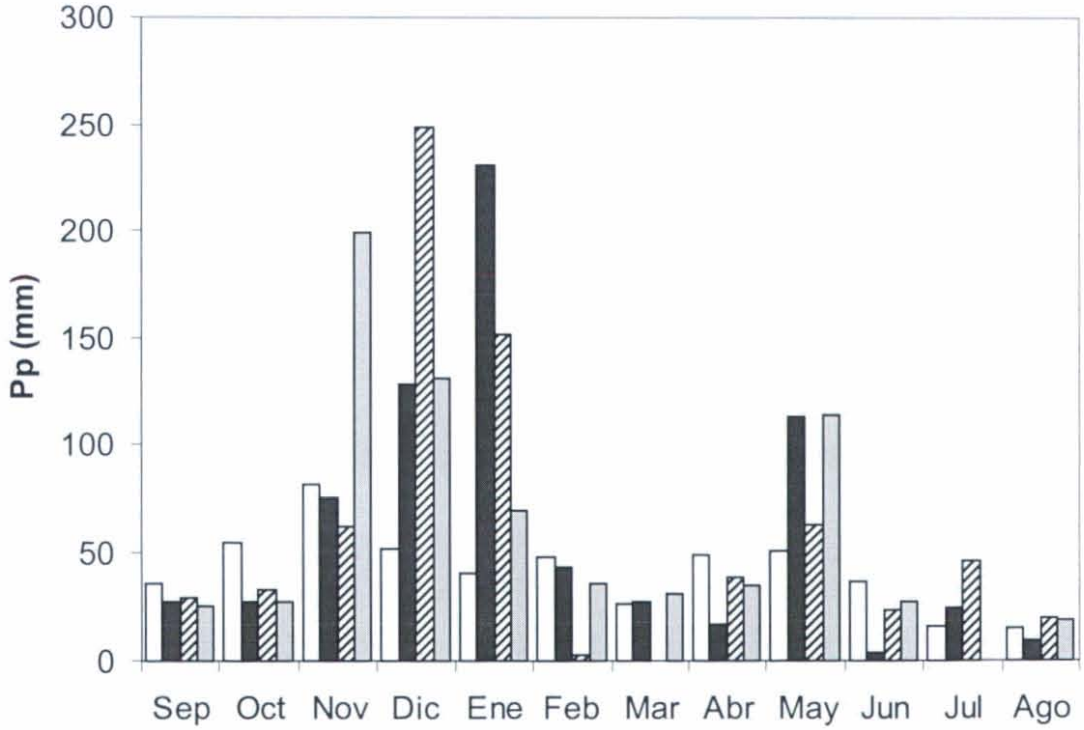


Figura 2.2. Ombrograma de la estación de helicópteros del Cerro de San Pedro para los periodos: media de 1978-1995 (blanco), 1996 (negro), 1997 (rayado) y 1998 (gris). Datos del Instituto Nacional de Meteorología.

2.1.2. La vegetación

La Dehesa de Moncalvillo y las fincas de Pedrezuela se encuentran enclavadas en la Provincia Biogeográfica Carpetano-Ibérico-Leonesa, compartiendo características de dos sectores, el Guadarrámico y el Manchego (Rivas-Martínez, 1987), aunque este último se manifiesta únicamente en la faja caliza del S-SE (Montoya Oliver *et al.*, 1988). Ambas zonas están emplazadas en el dominio de la asociación *Junipero oxycedri-Quercetum rotundifoliae*, cabalgando entre la faciación mesomediterránea (h. 900 m) y supramediterránea (por encima de los 900 m) (Montoya Oliver *et al.*, 1988). Según este esquema, la vegetación potencial de las zonas de estudio corresponde a un bosque de encinas y enebros, con acompañantes como *Rubia peregrina*, madreselva (*Lonicera etrusca*), torvisco (*Daphne gnidium*) y esparraguera (*Asparagus acutifolius*), entre otras. El pastizal más evolucionado acompañante se integraría en la asociación *Poo-Trifolietum subterranei*.

2.1.2.1. Zonas pastoreadas. La Dehesa de Moncalvillo

A este esquema teórico han de superponerse varios factores que han dado como resultado un cambio en la estructura de la vegetación, y de los cuales el más importante ha sido la acción transformadora del hombre. Lo que en el siglo XIII era un bosque espeso fue aclarándose por talas selectivas, quemas, trashumancia y pastoreo, hasta convertirse en un paisaje típico de dehesa, con las excepciones de las laderas más escarpadas del Canchal de Pedrezuela y del Cerro de San Pedro, que conservan formaciones arbóreas y arbustivas densas, con la presencia salpicada de roble melojo (*Quercus pyrenaica*).

El paisaje resultante es, en suma, el de un bosque aclarado de encinas y enebros, de estructura sabanoide, con densidad variable de árboles, algunos de gran talla. Algunos matorrales representan las etapas de degradación del encinar, como retama negra (*Cytisus scoparius*), retama de bolas (*Retama sphaerocarpa*), jara pringosa (*Cistus ladanifer*), rosal silvestre (*Rosa* spp.), zarza (*Rubus* spp.), majuelo (*Crataegus monogyna*), etc. Es escasa la presencia del cantueso (*Lavandula stoechas* subsp. *pedunculata*) en el interior de la Dehesa de Moncalvillo, y se restringe a los suelos peores o menos evolucionados.

El amplio espacio existente entre los árboles está ocupado por pastizales de las distintas clases definidas por Rivas-Goday y Rivas-Martínez (1963), dominado en su

Vista general de la finca "Dehesa de Moncalvillo", seleccionada como zona pastoreada

Vista general de una de las fincas seleccionada como zona no pastoreada.

mayoría por especies anuales. En las áreas de mayor intensidad de pastoreo, allí donde se complementa al ganado o donde el pasto permanece verde durante más tiempo, este se encuentra dominado por comunidades nitrófilas, con especies como *Poa annua*, *Sisymbrium runcinatum* o *Stellaria media*. En las zonas más estables y con menor concentración de ganado, que se corresponden con superficies planas, de escaso espesor del suelo, aparecen comunidades dominadas por *Poa bulbosa* y varias especies de tréboles, especialmente *Trifolium glomeratum*, acompañadas por pequeñas anuales como *Tuberaria guttata*, *Crassula tillaea* o varias especies del género *Vulpia*. Estos pastizales, los más extendidos de la finca, son los que se han seleccionado como representativos de zonas pastoreadas para este trabajo.

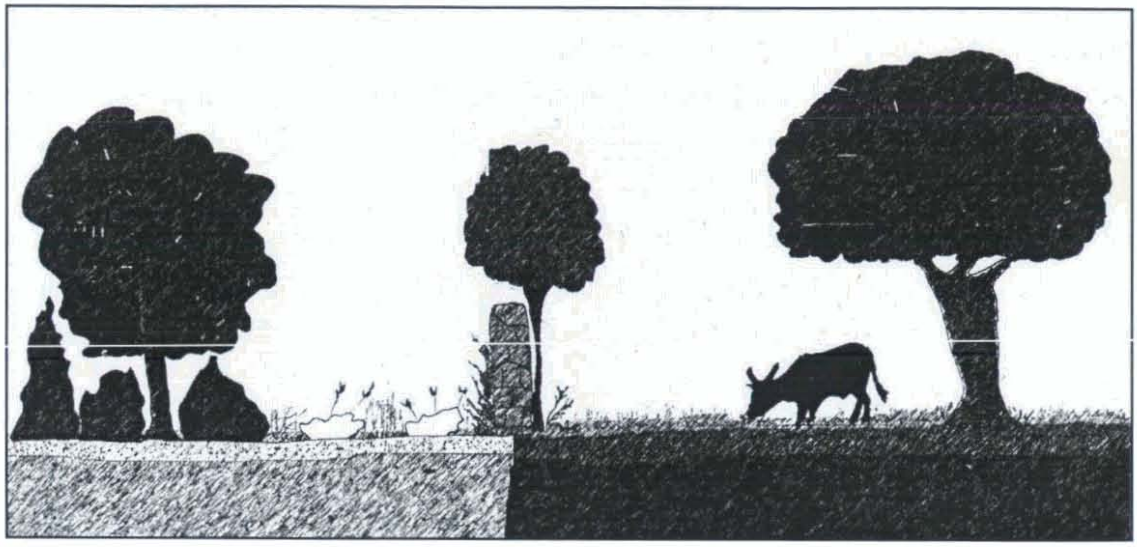


Figura 2.3. Esquema simulado de las dos zonas de estudio, separadas por la valla de piedra de 1,5 m de altura.

2.1.2.2. Zonas no pastoreadas. Los matorrales de Pedrezuela

La descripción de la vegetación potencial realizada es válida tanto para la Dehesa de Moncalvillo como para los matorrales de las fincas de Pedrezuela, ya que se trata de zonas homólogas en cuanto a origen, litología, pendiente, orientación, etc. Sin embargo, los factores que han hecho evolucionar el bosque primitivo hacia una dehesa bien conservada en el primer caso no han actuado en el segundo. En estas fincas han sido las roturaciones, el cultivo y la tala indiscriminada los agentes que han generado una estructura vegetal de matorral, dominada en su mayor parte por el cantueso (*Lavandula stoechas*, subsp. *pedunculata*) que se presenta, aparentemente, en formaciones continuas. La observación detallada de estas formaciones permite reconocer agrupaciones de cantuesos, probablemente con un núcleo originario común,

y que mantienen espacio suficiente entre individuos para albergar un estrato herbáceo escaso y ralo. Este pasto ralo está dominado por especies de gramíneas como *Vulpia myuros*, *V. muralis*, *Corynephorus canescens*, aunque también se observa la presencia de dicotiledóneas anuales, semejantes a las de zonas pastoreadas. Estos pastizales en el matorral fueron seleccionados como los representativos de zonas no pastoreadas. Sin embargo, también es posible encontrar otros pastizales en zonas deprimidas, más húmedas, donde no invade el matorral y la especie dominante es *Agrostis castellana*.

La encina también está presente, aunque las cortas que ha sufrido durante años hacen que sea difícil observar ejemplares de gran talla. Sin embargo, se aprecia una fuerte recuperación de esta especie, que forma carrascales densos en las zonas menos transitadas. También se advierte la presencia de enebros, especialmente formando setos en las vallas que separan las numerosas parcelas. Esta especie también está sufriendo un poderoso proceso de regeneración, sustituyendo paulatinamente a los matorrales más maduros. Acompañando al cantueso aparecen otras matas leñosas, como la retama negra (*Cytisus scoparius*), el tomillo (*Thymus zygis*), la mejorana (*T. mastichina*), la bolina (*Santolina rosmarinifolia*), la manzanilla (*Helichrysum stoechas*) o el jaguarcillo (*Halimium umbellatum* subsp. *viscosum*).

2.1.3. Breve reseña histórica de las zonas de estudio

La finca seleccionada como zona pastoreada ha permanecido durante los últimos 7 siglos en un régimen de explotación similar al actual, según relatan Montoya Oliver *et al.* (1988) en su libro *Una dehesa testigo: La dehesa de Moncalvillo*[1]. Estos autores comentan que, tras diversos avatares, la dehesa, de mayor tamaño anteriormente, fue dividida en 1591 en dos grandes partes: una se entregó al pueblo de San Agustín de Guadalix y la otra al de Pedrezuela, levantándose la tapia que separa ambas mitades unos años después. Cada división siguió suertes bien distintas: mientras que la parte asignada a San Agustín (la actual Dehesa de Moncalvillo) mantenía el régimen de explotación tradicional comentado (con algunas excepciones), la parte de Pedrezuela fue parcelada y repartida entre los vecinos.

Las fincas de Pedrezuela escogidas como zonas no pastoreadas pertenecen a los terrenos escindidos de la propiedad original de Moncalvillo en el siglo XVI, y repartida en pequeñas parcelas entre los vecinos del pueblo. Este sistema de múltiples

[1] Para consultas históricas, se remite a este volumen, así como a las referencias en él citadas.

propietarios continúa en la actualidad, lo que dificulta el seguimiento histórico de los usos del territorio, aunque el denominador común de todas las parcelas ha sido la diversificación de las prácticas agroganaderas, al menos hasta bien entrado el siglo XX. Durante todo ese tiempo, las fincas fueron sometidas a pastoreo por ganado mayor y menor, talas indiscriminadas y roturaciones, aunque parece evidente, tanto por análisis de fotografía aérea como por conversaciones con diversos propietarios que, al menos en las fincas utilizadas para este estudio, no se ha practicado roturación ni pastoreo habitual durante, al menos, los últimos 45 años.

2.1.4. Aprovechamientos actuales en las zonas de estudio

El uso pastoral de la actual Dehesa de Moncalvillo ha sido, durante gran parte de su historia, de ganado ovino, aunque desde hace ya casi 20 años no se han introducido ovejas en la finca. El ganado mayor es de vacas y caballos, dedicado a carne, y aunque anteriormente existía una zona reservada a ganado bravo, esta práctica ha desaparecido casi por completo. La carga ganadera máxima que se permite en la dehesa (gestionada por la Comunidad de Madrid y el Ayuntamiento de San Agustín) está establecida en 670 vacas, 1.560 ovejas y 140 caballos, aunque el ganado ovino no se introduce, y el vacuno y el caballar no ha superado en los últimos años las 600 vacas y los 100 caballos. Esto genera una presión de 0,45 cabezas de vacuno/Ha y 0,07 de caballar/Ha, cuando se refieren estos datos a la superficie total de la dehesa, aunque en realidad el ganado se concentra en áreas menores; aún así, estas cifras parecen adecuadas para un consumo adecuado del pasto (Montoya Oliver *et al.*, 1988). Las razas de vacuno presentes en la finca suelen ser local, avileña, charolés y limusín, y cruces entre ellas. La raza de caballo es la local. La alimentación de los animales suelen ser complementada, aunque de manera irregular, ya que la gestión de cada rebaño la realizan los distintos propietarios por separado.

La finca se encuentra dividida por vallas interiores en sectores o *cuarteles*, pero actualmente sólo resulta efectivo el vallado perimetral. Esto impide la gestión rotativa que se efectuaba anteriormente. Tampoco se saca el ganado durante el verano en una fecha definida, sino que sale a voluntad del ganadero, normalmente durante el mes de julio, con destino a eriales y rastrojos. Los caballos suelen permanecer todo el año en el interior.

Las fincas del término de Pedrezuela escogidas para este trabajo han permanecido sin ganado desde hace, al menos, 45 años. En la actualidad sólo se pueden encontrar, de manera ocasional, casi simbólica, escasas vacas pastando en los vallicares no

invadidos por el cantueso. Las labores agrícolas están totalmente abandonadas desde los años 50.

La Dehesa de Moncalvillo tiene también un uso cinegético, que ha resultado de importancia en años anteriores a los comprendidos por este trabajo, llegando a los 3.000 conejos muertos por año (Montoya Oliver *et al.*, 1988). Sin embargo, los años de sequía, unidos al impacto de la mixomatosis y la neumonía hemorrágica vírica (y, probablemente, la alta presión cinegética ejercida incluso en los peores años, el furtivismo y el huroneo incontrolados) han hecho descender hasta proporciones alarmantes la población de lagomorfos. Como se expondrá en el Capítulo 7, ha resultado muy difícil encontrar excrementos de conejo, especialmente en el interior de la dehesa. Es probable que los últimos años hayan permitido cierta recuperación a esta especie, como ha ocurrido en muchas otras regiones de la Península. Ocasionalmente se puede encontrar perdiz roja, procedente de áreas cercanas, aunque es más frecuente en las fincas del término de Pedrezuela. En estas últimas aparece algo más el conejo, aunque no se dispone de estimas de densidad.

2.2. Diseño general del muestreo

A lo largo de cada uno de los capítulos se irán presentando las distintas metodologías empleadas en la toma de datos en campo. Sin embargo, resulta conveniente exponer el diseño general del trabajo en este momento, a fin de evitar repeticiones innecesarias y puesto que gran parte de los experimentos se han basado en él.

El muestreo se ha diseñado de una manera jerárquica, en la que, para cumplir el objetivo general de comparar dos comunidades sometidas a distinto uso ganadero, se partía de una escala de análisis regional (pastizales pastoreados *vs.* matorrales sin pastoreo), para ir descendiendo en la escala de análisis (escala de parcela o réplica) y permitir, en el caso de que fuera necesario, efectuar análisis de detalle (escala de unidad muestral).

Este tipo de diseño anidado ha sido descrito como el más adecuado para proporcionar una representación de la variabilidad espacial en comunidades vegetales que mantienen un patrón jerárquico, a la vez que permite el uso de datos agregados a la escala de sistema completo, para análisis de riqueza de especies y composición florística (Lavorel *et al.*, 1991). Los patrones observados en la vegetación o el banco de semillas pueden depender de la escala de observación (Lavorel *et al.*, 1991; Bakker *et al.*, 1996a), por lo que es necesario identificar las escalas de variación relevantes antes de acometer un estudio de estas características.

2.2.1. Selección y descripción de las parcelas permanentes

Para seguir el esquema recién comentado, en cada una de las dos zonas se establecieron 5 parcelas de 10x10 m, que se marcaron con estacas para efectuar su seguimiento durante los años de trabajo. La selección de las parcelas más adecuadas se efectuó mediante recorridos por el área de estudio, con el fin de escoger zonas homólogas en cuanto a tipo de pasto, densidad de árboles (para los pastizales) y/o densidad de matas y árboles (para los matorrales). Las diez parcelas presentaban las mismas características: zonas planas, sobre litosuelos en sustrato gneísico, aunque con las diferencias ya comentadas en cuanto a historia del uso ganadero.

Cada parcela se dividió en 400 cuadros de 50x50 cm, de los que se seleccionaron aleatoriamente 20 (los mismos para las diez parcelas). En el centro de cada cuadro se

ubicó un cuadrado de 20x20 cm, que se marcó con clavos para el control de la vegetación durante los años de trabajo.

Este cuadrado de 20x20 cm sirvió de referencia para la extracción de las muestras de banco de semillas, que se efectuaron en tres ocasiones, alrededor de dicho cuadrado, pero sin llegar a afectarlo. En cada fecha de muestreo, y en todos los casos, la extracción se realizó en el mismo lado del cuadrado de vegetación (ver figura 2.4). El uso de diseños muestrales similares para el muestreo de los bancos de semillas y de la vegetación permite mejorar los análisis y las comparaciones de sus estructuras espaciales (Lavorel *et al.* 1991).

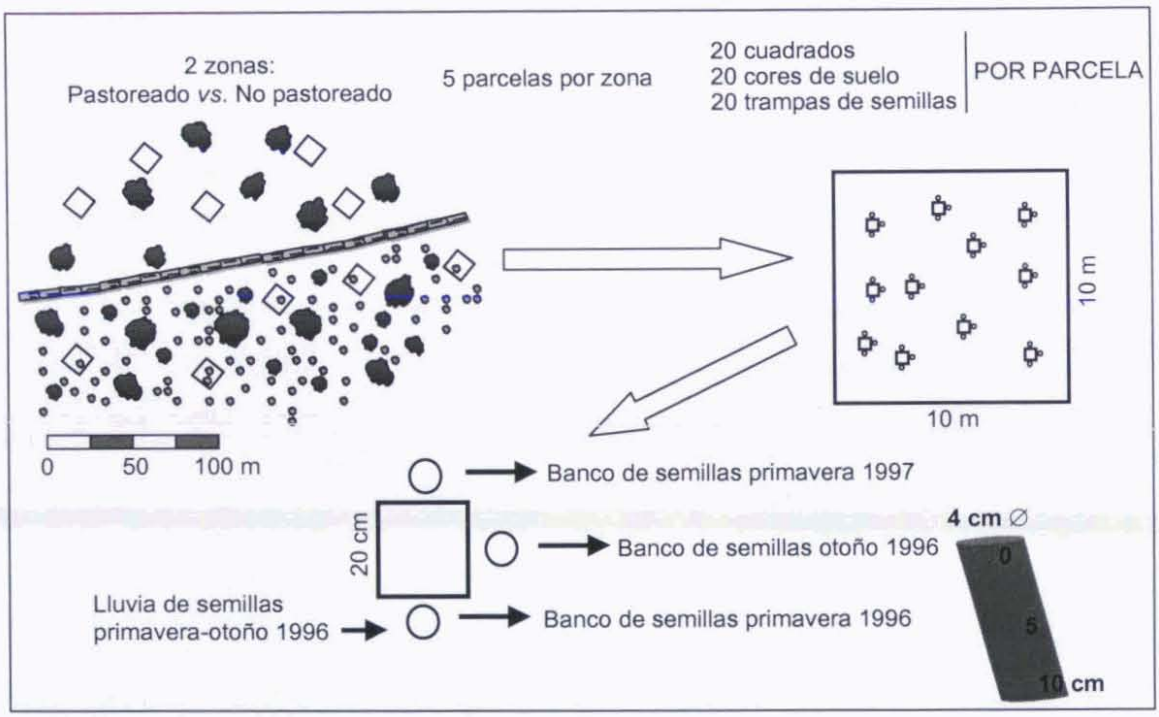


Figura 2.4. Esquema del diseño general del muestreo.

Tras la primera extracción de muestras del banco de semillas, se procedió a colocar una sonda de PVC del mismo tamaño que el cilindro extraído, que se rellenó con arena estéril para el control de la dispersión a pequeña distancia.

Por último, ya que cada diseño muestral específico será comentado en detalle en su capítulo respectivo, sólo debe mencionarse que estas parcelas sirvieron de referencia para los muestreos de estimación de semillas dispersadas exozoócoramente y por viento a larga distancia.

2.3. Selección del método de estimación del banco de semillas

Uno de los problemas más comunes de los estudios sobre el banco de semillas del suelo es la disparidad en las metodologías que desarrollan las distintas publicaciones, y que impide una correcta comparación entre sistemas y comunidades (Simpson *et al.*, 1989; Brown, 1992). En la actualidad se utilizan básicamente dos metodologías diferentes para analizar la composición de los bancos de semillas del suelo: el método de separación de semillas y el método de germinación o emergencia de plántulas (Roberts, 1981; Simpson *et al.*, 1989).

El método de separación de semillas consiste en un conteo directo de las semillas presentes en una muestra de suelo, separadas del mismo por flotación o lavado y filtrado (Krópac, 1966; Moore y Wein, 1977; Roberts, 1981; Gross, 1990). Se trata de una metodología muy laboriosa y que consume mucho tiempo (Poiani y Johnson, 1988; Brown, 1992) y que puede resultar poco eficiente en estudios de comunidad a gran escala, especialmente si las semillas son muy numerosas, de pequeño tamaño y con gran cantidad de especies distintas, además de necesitar ser completado con tests de viabilidad (Gross, 1990). En estos casos se suele utilizar el método de germinación, que consiste en la disposición de las muestras de suelo en un invernadero y mantenerlas bajo las condiciones óptimas para la germinación de las semillas viables, evitando el sombreado o la competencia entre plántulas al arrancarlas en cuanto son reconocidas (Roberts, 1981; Johnson y Anderson, 1986; Bigwood y Inouye, 1988; Gross, 1990; Levassor *et al.*, 1990; Peco *et al.*, 1991; Ortega *et al.*, 1997). Este método tiene la desventaja de la gran cantidad de espacio que necesita y de que puede subestimar el número de semillas al detectar tan sólo la fracción fácilmente germinable del banco (Gross, 1990; Brown, 1992), pero permite manejar grandes volúmenes de suelo, además de ser una labor menos intensiva, por lo que numerosos autores han comentado la idoneidad de este método para trabajos a gran escala (Thompson y Grime, 1979; Johnson y Anderson, 1986; Poiani y Johnson, 1988; Ball y Miller, 1989; Simpson *et al.*, 1989; Forcella, 1992). Recientemente, Thompson *et al.*, (1997) han comentado que el método de germinación en invernadero es el más adecuado y permite conocer todas o casi todas las especies e individuos del banco del suelo, aunque especies raras o de distribución muy parcheada podrían perderse.

Dentro de esta metodología existen dos variantes: una que dispone las muestras de suelo directamente en el invernadero, sin tratamiento previo (ver p.e. Major y Pyott, 1966; Thompson, 1986; Ball y Miller, 1989; Ortega *et al.*, 1997) y otra que realiza un filtrado del suelo con el fin de eliminar las partículas finas (Brenchley y Warington, 1930; Ter Heerdt *et al.*, 1996), proceso que estimula la germinación al incrementar el intercambio gaseoso y descender el potencial hídrico del suelo (Krópac, 1966; Fenner, 1985), además de disminuir el espacio de invernadero y el tiempo de dedicación.

2.3.1. Ensayos de dos métodos de estimación del banco de semillas

2.3.1.1. Introducción y metodologías ensayadas

Las características del estudio que se deseaba llevar a cabo, en dos comunidades ricas en especies y con grandes volúmenes de tierra muestreados, hicieron que se desechara el método de separación simple de semillas, por extremadamente laborioso y con grandes posibilidades de presentar problemas de detección e identificación de semillas. Si bien el método de germinación parecía el más adecuado para el tipo de trabajo a desarrollar, se decidió realizar una prueba para compararlo con la variante de concentración de las muestras y posterior disposición en invernadero, con objeto de determinar cuál era la técnica que proporcionaba una estima más completa y fiable del contenido en semillas viables del banco del suelo[2].

Las muestras de suelo fueron tomadas en la finca "Castillo de Viñuelas", paraje con tradición en los estudios sobre pastizales del Departamento de Ecología de la U.A.M. Se trata de una dehesa de *Quercus rotundifolia* localizada a unos 20 Km al Norte de Madrid, situada sobre arenas procedentes de la erosión del macizo granítico del Guadarrama. El estrato herbáceo se compone sobre todo de anuales; entre los arbustos destacan la jara pringosa (*Cistus ladanifer*), el cantueso (*Lavandula stoechas*) y la carrasca. Si bien el clima es algo más seco que el de las fincas utilizadas posteriormente durante la tesis, las comunidades vegetales son relativamente similares, por lo que los resultados pueden ser extrapolados entre zonas.

En Octubre de 1994 se recogieron 10 muestras de suelo por medio de una sonda cúbica de 12x12x6 cm. Cada muestra de suelo fue mezclada y homogeneizada y posteriormente dividida en dos submuestras iguales. Una de las submuestras fue

[2] Este trabajo se encuentra ya publicado (Traba *et al.*, 1998) para quien desee consultarlo, aunque aquí se presenta con una extensión algo superior.

sometida al tratamiento de concentración (C) descrito en Ter Heerdt *et al.*, (1996), y la otra no (NC).

Las submuestras NC fueron situadas en finas capas no superiores a 2 cm, en potes o alvéolos de germinación, separadas por medio de una gasa estéril de un fondo de vermiculita.

Las submuestras C se situaron sobre filtros estériles de nylon de 0,100 mm de diámetro y se lavaron con el fin de eliminar toda la materia fina (limos y arcillas). Posteriormente, y antes de su secado, para evitar la muerte de las semillas que hubieran comenzado el proceso de germinación, se situaron en capas no superiores a 0,5 cm en potes o alvéolos de germinación, sobre una capa de unos 3 cm de tierra vegetal esterilizada (170º C durante 3 horas en el autoclave), y sirviendo de separación una fina capa de arena, también estéril.

Todos los potes se colocaron sobre bandejas en el interior de un invernadero; su posición se cambiaba periódicamente para homogeneizar el tratamiento. Se suministró agua cada dos días, o menos, por medio de riego sobre la bandeja. El fotoperiodo natural no fue modificado; la temperatura osciló entre -4º C y 40º C en los 7 meses que duró el experimento (noviembre 1994-mayo 1995). Tras un periodo de 7 semanas, y después de no registrar germinaciones durante al menos 10 días (lo que se ajusta al método explicado en Ter Heerdt *et al.*, 1996), los potes de las submuestras C se dejaron secar durante una semana; transcurrido ese tiempo se removió la tierra para evitar encostramientos y se reanudó el tratamiento normal.

Las plántulas nacientes eran identificadas en cuanto era posible, cuantificadas y arrancadas para evitar efectos deletéreos entre los individuos. Para algunos géneros (*Linaria*, *Logfia*, *Pterocephalus*, *Trisetum*, *Veronica* y *Vulpia*) no se llegó a la determinación específica. Al finalizar el periodo de siete meses se muestreó al azar y se inspeccionó bajo lupa un 10% de la tierra remanente de los dos métodos, para verificar la presencia o no de semillas viables.

Las diferencias entre los métodos C y NC en el número de semillas totales por sonda y en la riqueza de especies fueron analizadas por medio de tests de la t pareados. Las diferencias en el número de semillas al nivel específico se analizaron con el test de Wilcoxon. En estos análisis se eliminaron aquellas especies que presentaron una densidad total menor de 4 semillas.

Con el fin de determinar las posibles causas de pérdidas de semillas se realizó una revisión bibliográfica sobre tamaños de semillas, así como mediciones mediante microscopio con micrómetro. Para algunas especies (*Poa bulbosa* y *Scleranthus annus*) no fue posible establecer mediciones ni se encontró bibliografía fiable al respecto, por lo que se excluyeron de los análisis, al igual que las especies no determinadas exactamente. Las diferencias entre las especies que presentaron densidades significativamente menores en el método C frente a aquellas que no presentaron diferencias significativas entre ambos métodos, se analizaron en función de los diámetros mayor y menor de las semillas, mediante el test de la U de Mann-Whitney. Por último, se realizaron tests de la χ^2 diferenciando las semillas en tres categorías (diámetros ≤0.4mm, ≤0.3mm y ≤0.2mm) para contrastar si existían diferencias significativas entre los distintos métodos de determinación del banco de semillas y el tamaño de las mismas.

2.3.1.2. Resultados de las pruebas efectuadas

Número de individuos y de especies

Un total de 3.612 plántulas fue recogido entre los dos métodos. Un número significativamente mayor de semillas germinadas apareció en las muestras no concentradas (1.997 semillas/432cm^3), en comparación con las muestras concentradas (1.615 semillas/432cm^3) ($t=5,486$; $p<0,001$).

Las especies aparecidas en el total de ambos tratamientos fueron 39. No se apreciaron diferencias significativas entre los dos tratamientos en el número total de especies ($t=1,561$; $p=0,153$), aunque fue en el método C donde apareció un número total mayor de especies distintas (33 frente a 31).

Número de individuos por especie

Las especies que presentaron el mayor número de semillas fueron *Tuberaria guttata* (325 sem/432cm^3 para el método NC y 155 sem/432cm^3 para el método C), *Logfia* spp. (189 y 196); *Andryala integrifolia* (186 y 195); *Aphanes microcarpa* (175 y 181) y *Vulpia* spp. (211 y 137 respectivamente).

Las diferencias entre ambos métodos sólo resultaron significativas en el caso de 9 especies: *Arabis parvula*, *Crassula tillaea*, *Herniaria hirsuta*, *Sagina apetala*, *Teesdalia coronopifolia*, *Trifolium arvense*, *Tuberaria guttata*, *Veronica* spp. y *Vulpia* spp. ($p<0,05$

en el test de rangos de Wilcoxon; ver tabla 2.1). En sólo dos casos (*Arabis parvula* y *Veronica* spp.) las diferencias fueron favorables al método de concentración.

Tabla 2.1. Densidad total de semillas germinadas (plántulas/432cm^3) y mediana, y diferencias entre los dos métodos (C = método de concentración; NC = método de germinación sin concentración), analizadas mediante el test de Wilcoxon; (**:p<0.01). En todos los casos, n=10.

	Mediana		Total		Wilcoxon
	C	NC	C	NC	test
Aira caryopyllea	0	0	0	1	ns
Andryala integrifolia	13	16.5	195	186	ns
Aphanes microcarpa	18	18	181	175	ns
Arabis parvula	2	1	40	25	**
Biserrula pelecinus	0	0.5	1	9	ns
Cardamine hirsuta	0	0	1	0	ns
Cerastium semidecandrum	0	0	1	0	ns
Corynephorus canescens	1	1	15	16	ns
Crassula tillaea	1	9.5	10	103	**
Dipcadi serotinum	0.5	1	9	14	ns
Erodium cicutarium	3	2	48	22	ns
Galium parisiense	0	0	3	2	ns
Heliotropium europaeum	2.5	2.5	28	27	ns
Herniaria hirsuta	4	5	43	63	**
Hypochaeris glabra	0.5	0.5	5	13	ns
Juncus bufonius	0	0	3	3	ns
J. capitatus	0	0	1	8	ns
Lactuca serriola	0	0	0	1	ns
Linaria sp.	8	5.5	80	76	ns
Logfia sp.	14	15	196	189	ns
Mibora minima	4	3	38	39	ns
Moenchia erecta	0	0	3	0	ns
Molineriela laevis	0	0	0	1	ns
Myosotis stricta	7	7.5	81	74	ns
Poa bulbosa	3.5	1.5	169	43	ns
Pterocephalus sp.	0.5	1	13	15	ns
Sagina apetala	4	14.5	57	192	**
Scirpus holoschoenus	0	0	2	0	ns
Scleranthus annus	0	0	1	0	ns
Sedum caespitosum	0	0	0	6	ns
Spergula pentandra	5.5	5.5	62	79	ns
Teesdalia coronopifolia	0.5	2.5	14	43	**
Trifolium arvense	1	2	10	26	**
Trisetum sp.	0	0	0	1	ns
Tuberaria guttata	9	30	155	325	**
Veronica sp.	0.5	0	5	0	**
Viola kitaibeliana	0	0	1	0	ns
Vulpia sp.	14	20.5	137	211	**
Desconocida	1	1	7	9	ns

Tamaño de las semillas

El método C mostró una tendencia hacia una pérdida selectiva de aquellas especies con las semillas más pequeñas (iguales a 0,2 mm; Pearson χ^2=13,33; p<0,01). Debe destacarse que ninguna especie presentó diámetros menores de 0,2 mm. Las especies que presentaron un número de semillas significativamente menor en el método C se caracterizaron por tener semillas menores que aquellas que no presentaron estas diferencias significativas (diámetro mayor: U=26,0; p<0,004; diámetro menor: U=37,0; p<0,02).

Emergencia de las plántulas

Ambos métodos alcanzaron un porcentaje de germinaciones acumuladas cercano al 90% prácticamente a la par (aproximadamente en la semana 20). Para alcanzar tasas de germinación superiores al 99% fue necesario mantener las macetas durante 7 meses en los dos tratamientos. En cuanto a la aparición de especies, ambos métodos presentaron una velocidad similar, aunque algo más rápido el método de concentración.

2.3.1.3. Discusión de los resultados obtenidos en los ensayos

El número de semillas viables encontrado fue distinto según la técnica de estimación del banco de semillas. Los resultados mostraron que el método NC resultó más efectivo para detectar semillas viables, mientras que el método C, de compleja elaboración, aumentó las probabilidades de pérdidas de semillas.

Tras el proceso de comprobación manual bajo lupa del remanente, no aparecieron semillas viables en ninguno de los dos tratamientos, por lo que las diferencias entre métodos podrían ser debidas a filtraciones a través de la malla, durante la concentración de las muestras. De hecho, fueron las especies con semillas más pequeñas las que mostraron disminuciones significativas al concentrar las muestras de suelo, lo que podría indicar que se produjeron pérdidas debido a la dilatación de la malla por presión del agua de lavado, a pesar de que la luz del filtro era inferior a la propuesta por otros autores: 0,100 mm por 0,254 mm (Brenchley y Warington, 1930); 0,212 mm (Ter Heerdt *et al.*, 1996). Diámetros menores harían aún más complicado el proceso de lavado y dificultarían uno de los objetivos primordiales de este método, que es eliminar los materiales finos del suelo. Algunas especies podrían sufrir pérdidas por el deterioro que

la presión del lavado provocara sobre las cubiertas de las semillas. Este podría ser el caso de las cariópsides de algunas gramíneas como *Vulpia* spp.

Estos resultados no coincidieron con los expuestos, en un estudio similar, por Ter Heerdt *et al.*, (1996), en el que resultaba más efectivo el método de concentración que el habitual de germinación sin concentración de las muestras. Estos autores encontraron los resultados más significativos en suelos de tipo arcilloso o limoso, con gran cantidad de materiales finos, donde se reducía apreciablemente el volumen de muestra. Los suelos de tipo arenoso, sin embargo, no presentaban diferencias tan notables a favor del método de concentración, ni la reducción de espacio de invernadero era tan aparente (reducción del 85% del volumen en suelo arcilloso frente a una reducción del 55% en suelo arenoso; Ter Heerdt *et al.*, *op cit*). En la prueba aquí presentada sí se apreció una importante mengua del volumen, pero al disponer las muestras concentradas en finas capas de menos de 0,5 cm, el método C ocupó finalmente más espacio que el método NC, que se coloca en capas de aproximadamente 2cm, de manera similar a lo realizado por otros autores (Moore y Wein, 1977; Brown, 1992; Ortega *et al.*, 1997).

En algunos casos se han encontrado ventajas adicionales al procedimiento de concentración, como son el incremento del tamaño de los poros del suelo, lo que optimiza los requerimientos de las plantas para su germinación (luz, oxígeno, etc.) o la ruptura de latencias por la escarificación que se produce al concentrar las muestras (Krópac, 1966; Fenner, 1985), lo que provoca incrementos en la velocidad de germinación (Ter Heerdt *et al.,* 1996), que en esta prueba no se pudieron detectar. Para alcanzar porcentajes del 90% de germinaciones acumuladas se debió esperar a la semana 20 en ambos métodos, periodo más largo que el expuesto por otros autores: 6 semanas (Brenchley y Warington, 1930), 5 semanas (Thompson y Grime, 1979), aproximadamente 8 semanas (Thompson, 1986). Esto puede deberse a las características del banco de semillas de las especies aparecidas, con un porcentaje elevado de persistentes (un 76% sigue los tipos III y IV, *sensu* Thompson y Grime, 1979), como expone Ortega (1994) en un trabajo realizado en la misma zona. El perfil de aparición de especies se correspondió con el comportamiento diverso de las especies presentes, unas de germinación rápida o muy rápida, y otras más escalonadas, según se desprende de otro trabajo realizado en el mismo área por Espigares y Peco (1995).

En definitiva, la metodología de análisis del banco de semillas está determinada por las características de la zona donde se va a desarrollar el estudio. En el caso aquí presentado, cuyas peculiaridades son similares a las de las zonas de estudio de esta tesis, con muchas semillas de pequeño tamaño y con gran cantidad de especies distintas, con suelos muy arenosos y con escasa presencia de materiales finos, el lavado

de las muestras no provocó una excesiva reducción del volumen de suelo ni favoreció la velocidad de germinación de las semillas. Por el contrario, incrementó sensiblemente el tiempo de dedicación y podría provocar pérdidas de semillas en el proceso de elaboración y preparado de las muestras.

2.3.1.4. Conclusiones y selección de la técnica de estimación del banco de semillas

La prueba realizada para decidir el método de germinación más adecuado para el estudio que se llevó a cabo posteriormente, y que se describe en esta memoria, permitió descartar la técnica de concentración previa de las muestras, y seleccionar finalmente el método más utilizado en otros trabajos similares: la germinación en invernadero, sin previa concentración. En la amplia revisión recientemente publicada por Thompson *et al.* (1997), estos autores han encontrado que alrededor del 70% de las investigaciones incluidas en su estudio (n=275) utilizaron el método de germinación en invernadero, mientras que tan sólo el 20% llevaron a cabo una reducción del volumen de suelo o una extracción previa de las semillas contenidas en las muestras.

2.3.2. Precisiones sobre la técnica utilizada

La metodología de estimación del banco de semillas se describe con detalle en el Capítulo 4, aunque en este punto deben hacerse una serie de precisiones sobre la técnica utilizada.

En primer lugar, y en cuanto al muestreo del banco de semillas del suelo, algunos estudios han sugerido la necesidad de aumentar el tamaño muestral a expensas de la superficie de cada muestra (p.e.; Lavorel *et al.*, 1991), con objeto de reducir la alta variabilidad espacial de los bancos del suelo, producto de su agregación cerca de la planta madre (Harper, 1977) o de un diseño muestral inadecuado (Thompson, 1986; Bigwood y Inouye, 1988). En este trabajo se optó por esta percepción, especialmente por tratarse de sistemas dominados por plantas anuales, los cuales suelen presentar una alta heterogeneidad espacial.

La unidad muestral para la recogida del suelo fue una sonda cilíndrica, de 10 cm de profundidad y 4 cm de diámetro, que otorga una superficie de muestreo de 12,57 cm^2 y un volumen de 62,83 cm^3. Cada muestra fue subdividida en dos submuestras de 5 cm, para detectar diferencias en la distribución vertical de las semillas. Esta decisión

Vista de las muestras de suelo dispuestas en bandejas, en el invernadero.

Detalle de una de las bandejas.

se apoya en la amplia bibliografía al respecto: en la citada revisión de Thompson *et al.* (1997) los autores describen que alrededor del 60% de los trabajos muestrearon los primeros 10 cm del suelo. Cuando se muestrearon 2 capas de suelo, (la mayoría de los trabajos, excepto en aquellos trabajos sin divisiones del suelo), la primera capa fue de 5 cm en más del 30% de las ocasiones.

En cada una de las 10 parcelas (5 por sistema) se tomaron 20 muestras de suelo mediante esta sonda, lo que produce números totales de 100 muestras de suelo por sistema. La casi totalidad de los trabajos citados en Thompson *et al.* (1997) hicieron menor esfuerzo muestral (cogieron menos de 15-19 litros de suelo totales) que el trabajo aquí presentado (18,9 litros totales por sistema; 37,8 litros de suelo totales).

Por otro lado, y al igual que se realizó para la prueba antes comentada, el ciclo normal de temperaturas del invernadero no se modificó, excepto en lo relativo a la apertura-cierre de las ventanas, para no superar los 40° C ni bajar de 0°C. La alta fluctuación estacional y diaria facilita o promueve la germinación de las semillas (Espigares, 1994).

Otra puntualización importante se refiere al tiempo que permanecieron las muestras en el invernadero. Como se comentará en los capítulos posteriores, ninguna muestra estuvo en el mismo durante menos de 18 meses, lo que corresponde a dos ciclos completos de germinación. SI bien en la prueba anteriormente descrita se mantuvieron las muestras sólo durante 7 meses en el invernadero, análisis posteriores (J.E. Malo, comunicación personal, 1995; Malo, 1999b) indicaron la posibilidad de perder semillas y especies si no se mantenían las muestras durante un tiempo mínimo de dos ciclos. Los análisis de este autor concluyeron que, tras dos ciclos completos de germinación, se recogían más del 95% de las semillas y más del 98% de las especies presentes en las muestras de suelo (Malo, 1999b), tratándose de semillas *nuevas*, esto es, procedentes de la producción de la temporada previa, y de semillas dispersadas en los excrementos de herbívoros. Es de suponer que, para el caso de semillas presentes en el banco del suelo, el periodo de 18-20 meses planteado recogiera, al menos, los mismos porcentajes. Otros autores han planteado el problema de que, cuanto mayor es el tiempo que permanecen las muestras en el invernadero, mayor es la probabilidad de que las muestras se cubran de musgo, impidiendo la germinación (Thompson *et al.*, 1997). Por el contrario, Roberts (1981) sugirió que un periodo de 2 años es bastante razonable para detectar la totalidad de semillas presentes en las muestras.

CAPÍTULO 3. ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN

3.1. Introducción

La vegetación, en un ciclo dinámico constante, es generada por las semillas depositadas en el suelo en años anteriores y define, a su vez, la estructura del banco de semillas del suelo de años posteriores. Variaciones en la composición de la vegetación producirán cambios en la composición del banco de semillas (Peco *et al.*, 1998b). Probablemente, el principal factor de variación de las comunidades que se estudian en el presente trabajo ha sido el diferente uso ganadero que se ha hecho en el territorio. La desaparición del pastoreo en una de las zonas ha provocado cambios en la estructura de la vegetación, de los cuales el más patente se aprecia a un nivel paisajístico. Dos sistemas originalmente similares han divergido en su estructura vegetal hasta generar dos paisajes diferentes, dominado uno por plantas herbáceas de pequeño porte y el otro por matorrales de cantueso, entre los cuales se disponen parches de herbáceas de tamaño variado. Es de esperar que este diferente uso ganadero haya generado otros cambios menos notorios, como inducir sustituciones de especies en función de su nivel de adaptación a las nuevas condiciones ambientales. La desaparición del pastoreo podría haber provocado cambios, por último, no sólo en la composición del espectro florístico, sino también en algunas de las propiedades inherentes al sistema (riqueza de especies, diversidad, relaciones de abundancia de las especies, etc.), aumentándolas o disminuyéndolas. Sobre estos aspectos se centra el trabajo que se presenta en este capítulo, con objeto de evaluar las diferencias que el distinto uso ganadero ha provocado sobre las dos comunidades en estudio, centrándose en la riqueza, la diversidad y la similitud de la composición florística de ambos sistemas, y realizando una prospección de las especies más significativas de cada sitio.

Los primeros trabajos que relacionaron el pastoreo por ganado y la estructura de la vegetación sugerían que la riqueza de especies y la diversidad de las comunidades de plantas herbáceas aumentarían o disminuirían en función del comportamiento selectivo del herbívoro sobre las plantas dominantes (Harper, 1969).

Recientemente se ha explicado la respuesta o variación de la vegetación al pastoreo a través de la hipótesis general de la *perturbación media* (Sousa, 1984), la cual postula que la diversidad máxima se obtiene a niveles intermedios de cualquier factor de

perturbación, mientras que en los sistemas no perturbados o en los *sobreperturbados* disminuyen los valores de biodiversidad. El pastoreo se ha considerado una perturbación típica de los pastizales (Collins y Uno, 1985; Grubb, 1985), que incrementa la abundancia de especies ruderales y disminuye la dominancia de gramíneas perennes (Collins y Uno, 1985; O'Connor y Pickett, 1992) y que aumenta la productividad primaria neta (Belsky, 1986), siempre a niveles medios de presión de herbivoría. También se ha sugerido, entroncando directamente con esta hipótesis, que la diversidad en comunidades herbáceas alcanza su máximo a niveles intermedios de biomasa (Noy-Meir, 1998), la cual es función inversa de la intensidad de pastoreo.

Milchunas *et al.* (1988), en un estudio multirregional, relacionaron la diversidad de especies y la intensidad de pastoreo por medio de una función dependiente, tanto del clima y de la productividad de cada sitio, como de la historia evolutiva del pastoreo en cada comunidad. Maschinski y Whitman (1989) consideraron que la respuesta de una planta a la herbivoría es plástica y varía en función de la presencia o ausencia de vecinos (competencia), la disponibilidad de nutrientes y el tiempo del que dispone la planta para compensar el consumo del herbívoro.

El pastoreo por herbívoros provoca cambios sobre la estructura de las comunidades, por ejemplo sobre los tipos funcionales y morfológicos de las plantas, y sobre la composición florística (Milchunas y Lauenroth, 1993; Bullock *et al.*, 1995). La magnitud del efecto tiene relación con la intensidad del pastoreo (Noy-Meir, 1998). Al incrementar la presión de pastoreo suelen aparecer transiciones de perennes a anuales, de especies altas a más bajas, de plantas con semillas grandes a otras con semillas más pequeñas y numerosas, de monopolizadoras del espacio a colonizadoras (ver, p.e. McIntyre *et al.,* 1995; Briske y Noy-Meir, 1998).

En este capítulo se elabora una descripción de la vegetación de cada comunidad, se establecen diferencias y similitudes en riqueza de especies, diversidad y composición florística (a distintas escalas) y se muestra la relación entre especies abundantes y raras mediante gráficas de distribución de frecuencias. Finalmente, se realiza un breve análisis taxonómico de las especies, haciendo hincapié en las diferencias que puede generar el diferente uso ganadero que experimentan los dos sistemas.

3.2. Materiales y métodos

3.2.1. Área de estudio y métodos generales

Como se ha explicado detalladamente en el capítulo 2, en cada una de las zonas en estudio se instalaron 5 parcelas de 10x10 m, dentro de las cuales se seleccionaron al azar 20 cuadrantes de 50x50 cm. En cada uno de estos cuadrantes se ubicó en su zona central 1 cuadrado de 20x20 cm que se marcó con clavos para su control permanente (figura 3.1).

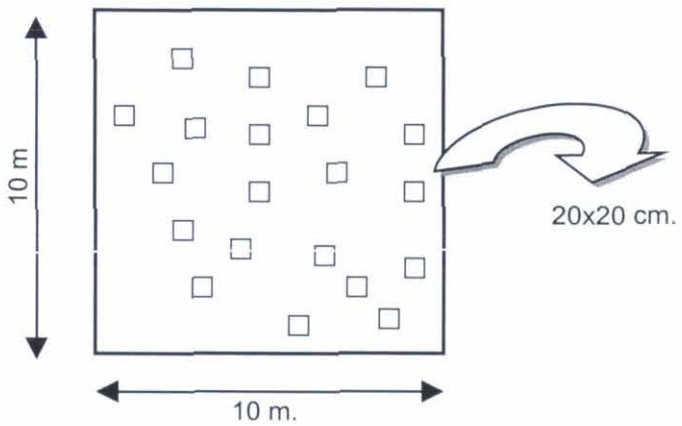


Figura 3.1. Representación esquemática de una parcela de muestreo y distribución al azar de los cuadrados permanentes de vegetación.

Estos cuadrados se utilizaron para el seguimiento de la vegetación a lo largo de los dos años de muestreo (1996 y 1997). El tamaño de 20x20 cm es frecuentemente utilizado en pastizales semiáridos para medir la frecuencia de aparición y la cobertura de especies herbáceas (Grime, 1973; van der Maarel, 1988). El muestreo de la vegetación se realizó registrando la aparición de especies y estableciendo un rango de abundancia o cobertura de cada especie por medio de clases (tabla 3.1). Estas clases permitían diferenciar entre aquellas especies que, independientemente de su frecuencia de aparición, presentaban coberturas claramente distintas, en función de su rango de ocupación del espacio.

Tabla 3.1. Clases de abundancia utilizadas en los muestreos de vegetación y porcentaje de cobertura que representa cada una de ellas.

CLASES	COBERTURA
0	ausencia
1	< 12,5 %
2	12,5 % - 25 %
3	25 - 50 %
4	> 50 %

La presencia de especies en la vegetación y su cobertura se muestrearon en tres ocasiones en la primavera de 1996 (finales de los meses de marzo, abril y mayo) y dos veces en la de 1997 (finales de marzo-principios de abril y finales de mayo). Se intentaba de esta manera recoger la máxima expresión de la riqueza de especies, evitando la pérdida de aquellas plantas que se presentaran en la primavera temprana y tardía. En 1997 se muestreó sólo en dos ocasiones debido a la extremada sequía de esa primavera, que hizo innecesario realizar un tercer muestreo en fechas más avanzadas.

Todos los datos han sido utilizados, bien en forma de presencia-ausencia (frecuencia de aparición), bien utilizando el valor más alto de cobertura alcanzado a lo largo de los distintos muestreos. En los casos en que una especie varió de cobertura a lo largo de la primavera, se decidió mantener la clase más alta obtenida, para adjudicar el valor máximo de expresión de cada especie en la estructura de la vegetación.

De manera complementaria en cada cuadrado se anotó la superficie de suelo desnudo y la cobertura de musgo y liquen, utilizando las mismas clases y manteniendo siempre el valor más alto obtenido.

El muestreo de plantas herbáceas, especialmente en sistemas muy ricos en especies como los pastizales mediterráneos, plantea dificultades para la correcta identificación de algunas especies, especialmente si no se presentan caracteres claves como flores o frutos. En estos casos, y para evitar errores que pudieran suponer un incremento no constatado de la riqueza específica, se agruparon bajo el genérico algunas especies similares. En la tabla 3.2 se presentan los casos en que así ocurrió.

Tabla 3.2. Especies de difícil diferenciación en campo y que han sido agrupadas bajo una única denominación.

NOMBRE UTILIZADO	ESPECIES AGRUPADAS
Trifolium dubium	*Trifolium dubium* *Trifolium micranthum*
Myosotis spp.	*Myosotis discolor* *Myosotis personii* *Myosotis ramossissimum*
Monocotiledónea bulbosa	*Narcissus sp.* *Scilla autumnalis*
Senecio spp.	*Senecio lividus* *Senecio vulgaris*

3.2.2. Análisis estadísticos

Se han realizado comparaciones entre sistemas de la riqueza de especies a dos escalas espaciales, mediante test de tipo ANOVA. Para ello se han utilizado los datos totales de número de especies por parcela y de número de especies por cuadrado (unidad muestral). La escala de parcela se refiere a una porción de la comunidad florísticamente homogénea, que contiene manchas potencialmente unidas por mecanismos dispersivos (Chaneton y Facelli, 1991). La escala de unidad muestral se refiere a la colección de individuos de diferentes especies incluidos en la unidad mínima muestral (0,4 m^2).

El estudio de la diversidad en los dos sistemas se ha efectuado también a dos escalas: escala de parcela y escala de unidad muestral. Para los análisis se han utilizado los números de Hill, índices de diversidad que difieren en su sensibilidad al peso de las especies raras (Hill, 1973; Peet, 1974). Estos índices se han utilizado con anterioridad en trabajos similares (Chaneton y Facelli, 1991). La diversidad de especies, ponderando el efecto de las especies dominantes, se calculó por medio del índice N_2 (recíproco del índice de Simpson). La diversidad de especies, ponderando el efecto de las especies raras, se calculó con el índice N_1 (forma exponencial del índice de Shannon). La *ratio* de Hill ($E = N_2/N_1$) se usó para calcular la equitatividad.

$$N_2 = 1 / \Sigma\, p_i^2 \qquad\qquad N_1 = \exp\,(-\Sigma p_i \ln p_i)$$

Para el cálculo de los índices se ha utilizado el valor de cobertura de cada especie, asignando a cada clase el punto medio del intervalo:

- Clase 1 (0-12,5%) = 6,25
- Clase 2 (12,5%-25%) = 18,75
- Clase 3 (25%-50%) = 37,5
- Clase 4 (50%-100%) = 75

Los valores de cobertura por cuadrado de cada especie se sumaron para obtener un valor total por parcela. La probabilidad p_i se calcula tras dividir el valor total de cobertura de cada especie entre el valor total de cobertura de cada cuadrado o de cada parcela, en función de la escala de análisis. Las comparaciones entre sistemas de los índices de diversidad se analizaron por medio de test tipo ANOVA, usando los valores totales, para la escala de parcela, y los valores medios por cuadrado en cada parcela, para la escala de unidad muestral.

Los datos de superficie de suelo desnudo, cobertura de liquen y de musgo se han modificado de la misma manera. Para las comparaciones entre sistemas se ha utilizado un test de la U de Mann-Whitney con los valores totales por parcela, debido a la ausencia de homocedasticidad de los datos, incluso tras las transformaciones habituales. También se han realizado correlaciones de dichos valores con la riqueza de especies por parcela, mediante el índice de Spearman.

Se han realizado comparaciones de la frecuencia de aparición de aquellas especies presentes en los dos sistemas y con más de cuatro datos en cada uno de ellos. Para ello se utilizó el test de la U de Mann-Whitney.

Las especies exclusivas de cada sistema y las especies presentes en los dos sistemas se han clasificado en función de su tamaño adulto (de 0-10 cm; de 10-30 cm o mayores de 30 cm), de su forma de crecimiento (postrada o erguida) y de su longevidad (anual, bisanual o perenne), y se han comparado las frecuencias de cada variable mediante un test de la χ^2.

Se ha utilizado el índice de Jaccard para establecer la similitud cualitativa en la composición florística por parcelas entre y dentro de sistemas. Con la matriz de similitud se realizó un escalado multidimensional, con configuración inicial estándar de Guttman-Lingoes (Statsoft, 1995). Con los valores de similitud dentro de cada fecha y sistema se efectuó un análisis de ANOVA de medidas repetidas para comprobar si existían diferencias entre sistemas en su similitud interna.

3.3. Resultados

3.3.1. Variabilidad de la riqueza de especies a distintas escalas

En los 400 cuadrados de vegetación muestreados en los dos sistemas y durante dos años consecutivos (1996 y 1997) se identificaron un total de 151 especies, de las que 60 fueron comunes a ambos sistemas, 46 fueron encontradas sólo en los pastizales y 45 únicamente en los matorrales.

Como se puede apreciar en la tabla 3.3, el año 1996 presentó un número de especies más alto que el año 1997, tanto en los pastizales como en los matorrales. La riqueza de especies fue extraordinariamente similar entre sistemas.

Tabla 3.3. Riqueza de especies por parcela y por unidad muestral (nº spp/0,04 m^2) en pastizales y matorrales para cada uno de los dos años.

	1996		1997	
	pastizales	matorrales	pastizales	matorrales
riqueza total	100	101	88	88
nº especies/parcela	58,8 ± 5,17	57,6 ± 3,9	49,4 ± 3,53	52,4 ± 4,5
nº especies/unidad muestral	21,1 ± 1,7	16,1 ± 1,4	17,4 ± 1,3	13,9 ±1,5

En los muestreos de 1997 aparecieron seis especies nuevas en los pastizales y cuatro en los matorrales, todas con presencias testimoniales (tabla 3.4). El número acumulado de especies (*sensu* van der Maarel y Sykes, 1993) de cada sistema (Pastizales = 106; Matorrales = 105) fue, por tanto, sólo ligeramente superior al número de especies encontradas en los muestreos del año 1996.

Tabla 3.4. Especies presentes únicamente en los muestreos de 1997. Se presenta entre paréntesis la frecuencia de aparición en dichos muestreos.

PASTIZALES PASTOREADOS	MATORRALES SIN PASTOREO
Antoxanthum aristatum (1)	*Corynephorus fasciculatus* (3)
Anthyllis lotoides (1)	*Geranium molle* (3)
Rumex papillaris (1)	*Melica ciliata* (1)
Scirpus setaceus (1)	*Vulpia membranacea* (3)
Senecio spp. (1)	
Viola kitaibeliana (1)	

La riqueza de especies por parcela presentó diferencias significativas entre años (Tabla 3.5), siendo esta diferencia positiva para el año 1996. Las diferencias entre sistemas se mantuvieron constantes entre años, con un descenso de la misma entidad en pastizales y matorrales el año 1997 (Interacción Zona x Año; p = 0,422) (figura 3.2.a).

Tabla 3.5. ANOVA de medidas repetidas del efecto zona, año e interacción sobre el número de especies por parcela y ANOVA de medidas repetidas del efecto parcela, zona, año e interacción sobre el número de especies por unidad muestral. Esta última comparación se realiza anidando el factor parcela dentro del factor zona.

nº spp/parcela	g.l.	M.C.	F	p
Zona	1	4,050	0,026	0,876
Año	1	266,450	8,665	**0,019**
Zona x Año	1	22,050	0,717	0,422
nº spp/cuadrado	g.l.	M.C.	F	p
Parcela [Zona]	8	432,057	17,097	**0,000**
Zona	1	1802,002	4,171	0,075
Año	1	885,063	88,099	**0,000**
Parcela [Zona] x Año	8	17,638	1,756	0,088
Zona x Año	1	52,563	0,122	0,736

Al descender en la escala de análisis y comparar el número de especies por unidad muestral (0,04 m^2), las diferencias entre zonas se amplificaron, aunque sin llegar a resultar significativas (factor Zona para todas las especies: p = 0,075) (tabla 3.5). La figura 3.2.b permite apreciar mejor los resultados del análisis efectuado. En los pastizales aparecieron más especies por unidad muestral (21,11 ± 1,74 especies/0,04

m^2 en 1996; 17,41 ± 1,34 en 1997) que en los matorrales (16.14 ± 1,40 y 13.89 ± 1,48). Las diferencias entre zonas fueron constantes y se mantuvieron entre años (interacción Zona x Año: p = 0,736) (figura 3.2.b).

El número de especies por unidad muestral presentó diferencias significativas entre años, siendo también siempre mayor la densidad en el año 1996. Este dato viene a corroborar, aunque a una escala de mayor detalle, los resultados obtenidos en el análisis de la riqueza a la escala de parcela.

El análisis del número de especies por unidad muestral ofreció diferencias significativas entre las parcelas. Estas diferencias se mantuvieron entre años, aunque el resultado reflejó una tendencia hacia un cambio en la pendiente de las diferencias (interacción Parcela [Zona] x Año, para todas las especies: p = 0,088).

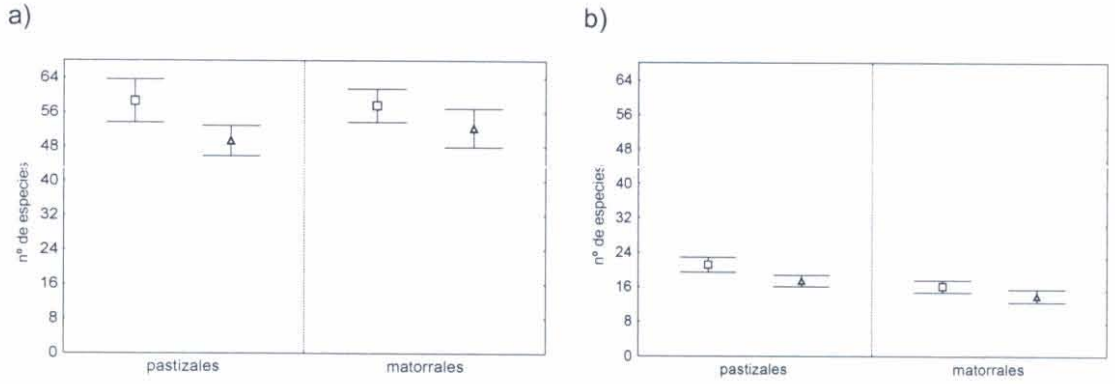


Figura 3.2. a) Número de especies (media ± error típico) por parcela recogidas en los muestreos de vegetación de los dos años.
b) Número de especies (media ± error típico) por cuadrado de muestreo. En los dos casos, el cuadrado representa las muestras de primavera de 1996 y los triángulos, las muestras de 1997.

3.3.2. Suelo desnudo, liquen y musgo

Se han analizado los valores de cobertura de liquen y musgo y de superficie de suelo desnudo mediante un test de la U de Mann-Whitney. Los resultados mostraron que tanto la superficie máxima de suelo desnudo como la cobertura de musgo presentaron un comportamiento variable: en el año 1996 fueron más altas en los matorrales, pero en el año 1997 lo fueron en los pastizales. La cobertura máxima de liquen, sin

embargo, mostró valores significativamente más altos en los matorrales los dos años (figura 3.3 y Anexo 1).

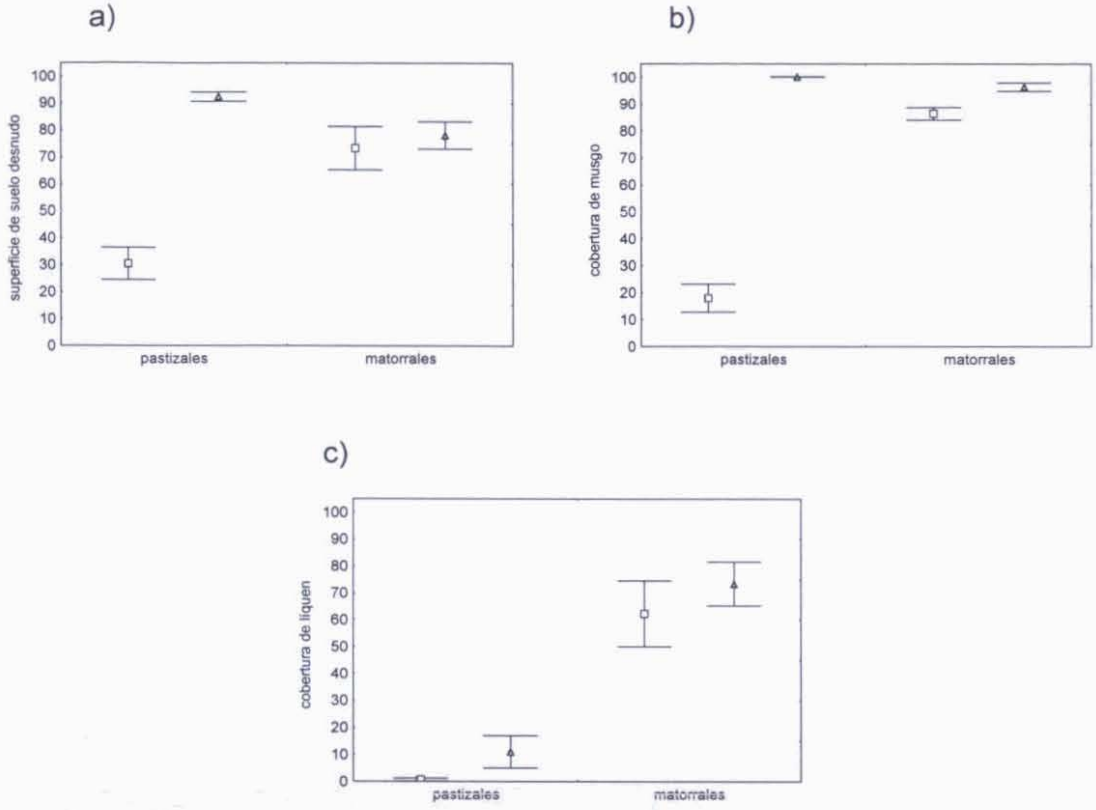


Figura 3.3. a) Superficie de suelo desnudo, **b)** cobertura de musgo y **c)** cobertura de liquen en pastizales y matorrales (media ± error típico de los valores por parcela) En todos los casos, el cuadrado representa las muestras de primavera de 1996 y los triángulos, las muestras de 1997.

Las correlaciones de Spearman entre la riqueza de especies, por un lado, y la superficie de suelo desnudo, la cobertura de liquen y la de musgo, por el otro, no ofrecieron resultados significativos, ni a la escala de parcela ni a la escala de unidad muestral (Anexo 1).

3.3.3. Variabilidad de la diversidad a distintas escalas

3.3.3.1. Diversidad a la escala de parcela

Los resultados de la comparación entre sistemas de los números de Hill (índices N_2 y N_1), a la escala de parcela, se exponen en la tabla 3.6

Tabla 3.6. Resultados del test ANOVA de medidas repetidas del efecto zona, año e interacción, para los datos de diversidad por parcela calculada mediante los índices de Hill.

diversidad (N_2)	g.l.	M.C.	F	p
Zona	1	292,386	4,853	0,059
Año	1	136,925	10,698	**0,011**
Zona x Año	1	0,159	0,012	0,914
diversidad (N_1)	g.l.	M.C.	F	p
Zona	1	212,845	2,497	0,152
Año	1	170,408	14,779	**0,005**
Zona x Año	1	5,283	0,458	0,518

Los dos índices mostraron diferencias significativas en la comparación entre años y una clara tendencia (en el caso de N_2) a las diferencias entre sistemas. En el caso de la variabilidad temporal, el índice N_2 disminuye en el año 1997 (figura 3.4.a), lo que indica que este año, más seco que 1996, la relación de dominancia se desplazó, otorgando un mayor peso a las especies dominantes o abundantes. Hay que recordar que este índice disminuye según aumenta la importancia de las especies dominantes (Chaneton y Facelli, 1991). Los dos sistemas mostraron la misma variación entre fechas, y por eso la interacción no fue significativa (interacción Zona x Año; $p = 0,914$).

Los mayores valores del índice N_2 en los matorrales (factor Zona; $p = 0,059$) indican que los pastizales pastoreados mostraron una mayor importancia de las especies dominantes, hecho que se repitió los dos años de estudio. Dado que estos índices no son dependientes del número de especies sino de las abundancias relativas de cada especie, este resultado es doblemente interesante. Así, aunque en 1997 se encontraron menos especies que en 1996, lo relevante es el incremento de la importancia de las especies dominantes en los años más secos.

Al igual que lo que ocurre con el índice N_2, el índice N_1 mostró valores más altos en los matorrales, aunque las diferencias no fueron significativas (tabla 3.6 y figura 3.4.b).

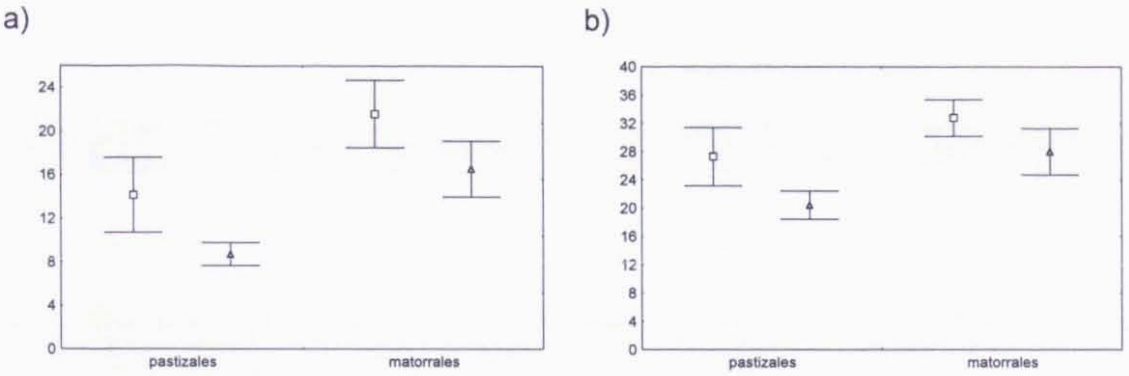


Figura 3.4. Índices de diversidad por parcela (media ± error típico). **a)** N_2; **b)** N_1. En todos los casos el cuadrado indica el dato de 1996 y el triángulo el de 1997. Nótense las diferencias en la escala.

3.3.3.2. Diversidad a la escala de unidad muestral

Los resultados de la comparación entre sistemas de los índices de Hill, a la escala de unidad muestral, se presentan en la tabla 3.7.

Tabla 3.7. Resultados del test ANOVA de medidas repetidas del efecto zona, año e interacción, para los datos de diversidad media por unidad muestral calculada mediante los índices de Hill.

diversidad (N_2)	g.l.	M.C.	F	p
Zona	1	12,819	0,781	0,403
Año	1	16,551	9,679	**0,014**
Zona x Año	1	1,074	0,628	0,451
diversidad (N_1)	g.l.	M.C.	F	p
Zona	1	2,882	0,139	0,719
Año	1	31,065	24,901	**0,001**
Zona x Año	1	1,712	1,372	0,275

El índice N_2 por unidad muestral produjo valores muy similares entre sistemas, (figura 3.5.a), y sólo presentó diferencias significativas entre años, producto del descenso que sufrieron los dos sistemas en sus valores de diversidad por unidad muestral en el año

1997. El índice N_1 también mostró el descenso en los valores de diversidad que experimentaron los dos sistemas en 1997, algo más acusado en el caso de los pastizales pastoreados (figura 3.5.b).

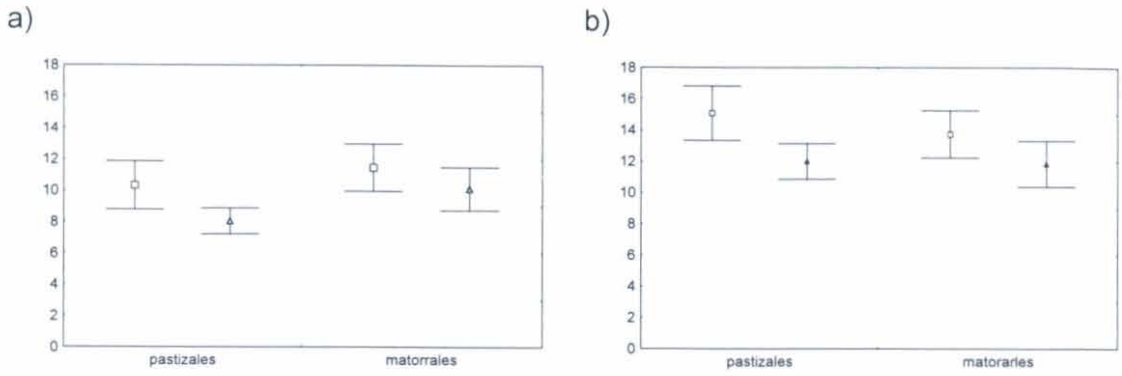


Figura 3.5. Índices de diversidad por unidad muestral (media ± error típico). **a)** N_2; **b)** N_1. En todos los casos el cuadrado indica el dato de 1996 y el triángulo el de 1997.

3.3.3.3. Equitatividad

Los valores de la equitatividad fueron significativamente más altos en los matorrales que en los pastizales, tanto a la escala de parcela como a la escala de unidad muestral (tabla 3.8 y figura 3.6). La equitatividad refleja más claramente que los índices anteriores las relaciones entre las especies en los dos sistemas: Tanto pastizales como matorrales mostraron valores similares del índice N_1, por lo que fue N_2 el índice que marcó las diferencias entre sistemas. Es decir, valores elevados de la equitatividad revelan que el reparto espacial de las especies es de baja dominancia, con menor número de especies de aparición recurrente. Según aumenta la equitatividad, la importancia relativa de las especies dominantes disminuye.

Como se aprecia en la figura 3.6, la equitatividad es más alta a la escala más pequeña, lo que refleja que a la escala de unidad muestral, la importancia de las especies dominantes disminuyó en los dos sistemas. El factor año fue prácticamente significativo a la escala de parcela, mientras que no lo fue a la escala de unidad muestral.

Tabla 3.8. Resultados del test ANOVA de medidas repetidas del efecto zona, año e interacción, para los datos de equitatividad por parcela y equitatividad por unidad muestral calculada mediante la *ratio* de Hill (N_2 / N_1). (α<0,05).

equitatividad (parcela)	g.l.	M.C.	F	p
Zona	1	0,127	9,801	**0,014**
Año	1	0,021	4,636	0,063
Zona x Año	1	0,000	0,014	0,907
equitatividad (unidad muestral)	g.l.	M.C.	F	p
Zona	1	0,138	32,057	**0,001**
Año	1	0,000	0,316	0,590
Zona x Año	1	0,001	0,972	0,353

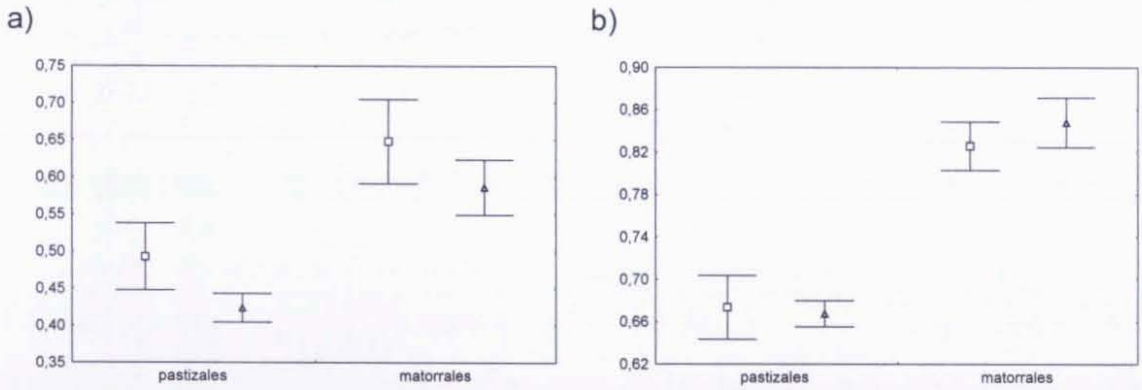


Figura 3.6. Equitatividad (N_2 / N_1) (media ± error típico). **a)** por parcela; **b)** por unidad muestral. En todos los casos el cuadrado indica el dato de 1996 y el triángulo el de 1997. Nótese la utilización de diferentes escalas.

3.3.4. Patrones de ocurrencia espacial de las especies

Las gráficas de la figura 3.7 presentan la frecuencia de aparición de especies durante los dos años de estudio, en la cual en el eje de abscisas se encuentra la abundancia media por parcela (número de cuadrados) y en ordenadas, el número de especies con esa frecuencia de aparición. Esta agrupación permite diferenciar los grupos de especies, de las muy raras o de aparición más esporádica a las muy abundantes.

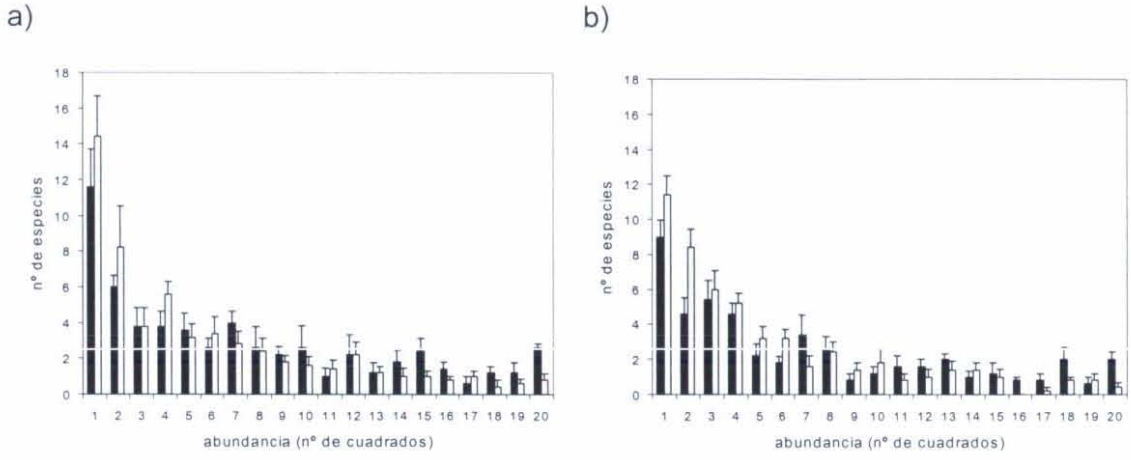


Figura 3.7. Número de especies por parcela (media ± error típico) que aparecieron en un determinado número de cuadrados en pastizales (barras negras) y matorrales (barras blancas). **a)** Primavera de 1996. **b)** Primavera de 1997.

Estas gráficas permiten una exploración de los datos que reveló un comportamiento diferente de los sistemas, y relacionado con los resultados encontrados en el análisis de la diversidad-equitatividad. Así, los matorrales presentaron los dos años en estudio un número más alto de especies de frecuencia de aparición rara o episódica (menores de 10% sobre el total, extremo izquierdo de las gráficas). En 1996 los matorrales presentaron 51 especies con frecuencias menores del 10%, por 45 en los pastizales. En 1997, aunque disminuye el número total de especies, el patrón descrito se repite: mayor número de especies raras en los matorrales (46 frente a 42).

Los pastizales, por el contrario, mostraron un número más alto de especies de frecuencia de aparición abundante, lo que se podría denominar especies dominantes (extremo derecho de las gráficas).

3.3.5. Análisis taxonómico

En este apartado se presenta un breve análisis taxonómico de las especies recogidas en los muestreos de vegetación de los dos sistemas en los años 1996 y 1997, tanto por su interés intrínseco, como por su importancia para mejorar la comprensión de los resultados expuestos a lo largo de todo el capítulo.

3.3.5.1. Pastizales pastoreados

Las 106 especies identificadas en los dos muestreos de vegetación de los pastizales pastoreados pertenecían a 26 familias. Concretamente, el año 1996 se identificaron 100 especies de 25 familias y el año 1997, 88 especies de 24 familias.

El año 1996, las familias más numerosas fueron Gramíneas y Leguminosas (ambas con 16 especies), Cariofiláceas (13 especies) y Compuestas (11) (figura 3.8.a). Las especies más frecuentes fueron *Poa bulbosa* (100% de frecuencia de aparición) y una Rosácea, *Aphanes microcarpa*, que también estuvo presente en todos los cuadrados de muestreo. La cobertura fue, sin embargo, muy diferente entre ellas. *P. bulbosa* presentó una cobertura media de clase 3 (entre el 25% y el 50% de la superficie de muestreo), y habitualmente superior. *A. microcarpa* sólo llegó a la cobertura 2 (12-25%) en ocho ocasiones; el resto siempre presentó cobertura aún menores. La siguiente especie más frecuente fue *Tuberaria guttata*, una Cistácea, que fue encontrada en el 81% de los cuadrados. Otras especies frecuentes fueron *Herniaria hirsuta* (70%), *Crassula tillaea* (69%), *Spergula arvensis* (63%), *Spergularia purpurea* (61%), *Trifolium suffocatum* (60%), *Sedum caespitosum* (59%) y *Erophila verna* (57%). De hecho, todas las especies con frecuencias de aparición superiores al 50% fueron pequeñas dicotiledóneas herbáceas anuales (con la excepción de *P. bulbosa*), características de pastizales secos pastoreados, y que presentaron coberturas muy exiguas (normalmente entre un único individuo y un 12,5% de cobertura) (ver tabla 3.9 y Anexo 1).

El año 1997 se repitieron las familias más abundantes, aunque con alguna disminución del número de especies. Gramíneas (14 especies), Cariofiláceas, Compuestas (ambas con 12 especies) y Leguminosas (con 11) fueron de nuevo las familias mejor representadas (3.8.b). En cuanto a las especies más frecuentes, *P. bulbosa* volvió a ser encontrada en todos los cuadrados de muestreo. *A. microcarpa* descendió ligeramente de frecuencia (hasta el 91%), al igual que *T. guttata* (79%). Este año hubo

cierta sustitución de las especies más frecuentes, en comparación con el anterior, ya que las siguientes en número de presencias fueron *Hypochaeris glabra* (78%), *Cerastium semidecandrum* (71%), *C. tillaea* (60%), *Leontodon taraxacoides* (58%), *Erodium cicutarium* (56%), *Tolpis barbata* (54%) y *Spergularia purpurea* (51%). Como se puede apreciar, a pesar de las diferencias entre años, el patrón general de pequeñas dicotiledóneas anuales se mantuvo. También destacó la ausencia de Gramíneas entre las especies más frecuentes de los pastizales en los dos años (tabla 3.9 y Anexo 1).

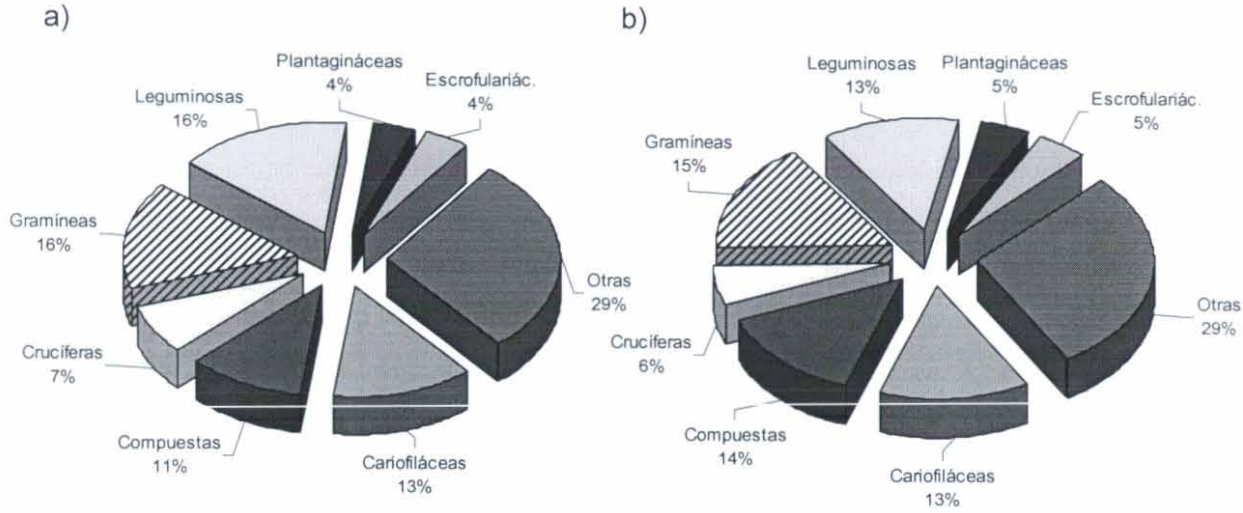


Figura 3.8. Composición taxonómica de las especies recogidas en las muestras de los pastizales **a)** 1996; **b)**1997.

3.3.5.2. Matorrales sin pastoreo

Las 105 especies identificadas en los dos años de muestreo en los matorrales no pastoreados pertenecieron a 24 familias. El año 1996 se identificaron 101 especies de 24 familias y el año 1997, 88 especies de las mismas 24 familias. Ninguna familia nueva apareció en el segundo año.

Las familias más numerosas del año 1996 fueron Gramíneas (22 especies), Compuestas (16 especies), Leguminosas (15 especies) y Cariofiláceas (10 especies) (figura 3.9.a), lo que se asemejó bastante a las familias mejor representadas de los pastizales pastoreados. Un vistazo a las especies más frecuentes desmorona esta apreciación. Las especies más abundantes del año 1996 en los matorrales fueron una

Campanulácea, *Jasione montana* (92%) y el mismo cantueso, *Lavandula stoechas* (85%). Las siguientes especies, ya mucho menos frecuentes, fueron *Crepis capillaris* (70%), *Mibora minima* (62%), *Campanula lusitanica* (60%), *Vulpia myuros* (58%), *Coronilla minima* y *T. guttata* (45%) y otras dos *Vulpia*, *V. ciliata* y *V. muralis* (41%). Como se puede comprobar, el espectro de las especies frecuentes de los matorrales fue muy distinto al de los pastizales, ya que se vio dominado por dos especies perennes (*J. montana* es, al menos, bisanual) y se encontraron cuatro especies de Gramíneas. Las especies más frecuentes fueron también menos abundantes que las de los pastizales (ver tabla 3.9 y Anexo 1).

Tabla 3.9. Las 10 especies más frecuentes en los muestreos de vegetación de los pastizales pastoreados y los matorrales sin pastoreo, en los dos años estudiados. Se presentan en letra ***grande y negrita***, las especies con frecuencias superiores al 75%; en ***negrita***, las especies con frecuencias entre 60% y el 75%; en *normal*, las especies con frecuencias entre 50 y el 60% y en *pequeña*, las especies con frecuencias entre el 40 % y el 50%.

PRIMAVERA 1996		PRIMAVERA 1997	
pastizales	matorrales	pastizales	matorrales
Poa bulbosa	***Jasione montana***	***Poa bulbosa***	***Lavandula stoechas***
Aphanes microcarpa	***Lavandula stoechas***	***Aphanes microcarpa***	***Tuberaria guttata***
Tuberaria guttata	***Crepis capillaris***	***Tuberaria guttata***	***Mibora minima***
Herniaria hirsuta	***Mibora minima***	***Hypochaeris glabra***	***Crepis capillaris***
Crassula tillaea	***Campanula lusitanica***	***Cerastium semidecandrum***	*Vulpia muralis*
Spergula arvensis	*Vulpia myuros*	***Crassula tillaea***	*Poa bulbosa*
Spergularia purpurea	*Coronilla minima*	*Leontodon taraxacoides*	*Jasione montana*
Trifolium suffocatum	*Tuberaria guttata*	*Erodium cicutarium*	*Coronilla minima*
Sedum caespitosum	*Vulpia ciliata*	*Tolpis barbata*	*Trifolium campestre*
Erophila verna	*Vulpia muralis*	*Spergularia purpurea*	

El año 1997 repitieron familias como las mejor representadas: Gramíneas (19 especies), Leguminosas y Compuestas (13 especies) y Cariofiláceas (8 especies) (figura 3.9.b). Las especies más frecuentes también ofrecieron semejanzas entre años: *Lavandula stoechas* (97%), *T. guttata* (67%), *Mibora minima* (64%), *C. capillaris* (62%), *Vulpia muralis* (58%), *J. montana* (46%) y *C. minima* (42%). Entre las especies

frecuentes se encontraron también otras menos habituales el año anterior como *Poa bulbosa* (48%), *Trifolium campestre* (40%) o *Silene scabriflora* y *Corynephorus canescens* (37%). A pesar de que casi todas las especies descienden su frecuencia de aparición respecto al año 1996, el patrón se repitió en gran parte, con mayor presencia de perennes y de Gramíneas (tabla 3.11 y Anexo 1).

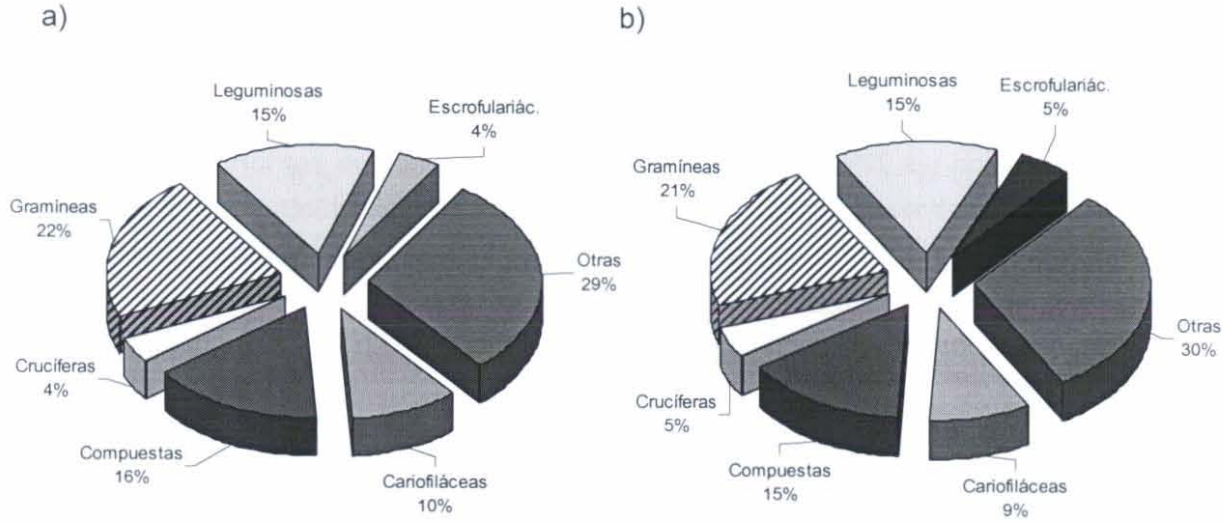


Figura 3.9. Composición taxonómica de las especies recogidas en las muestras de los matorrales: **a)** 1996; **b)** 1997.

3.3.5.3. Especies presentes en ambos sistemas

En cuanto a las especies comunes a ambos sistemas, gran parte de ellas fueron pequeñas dicotiledóneas herbáceas anuales, aunque también aparecieron 4 especies de gramíneas. De todas ellas, sólo 19 presentaron datos en al menos cuatro parcelas. Estas fueron las especies utilizadas para comparar la frecuencia de aparición entre sistemas (tabla 3.11.a). De ellas, sólo 5 especies presentaron diferencias significativas entre sistemas en su frecuencia de aparición, todas con mayor presencia en los pastizales. Dos de ellas, *Cerastium semidecandrum* y *Poa bulbosa* presentaron mayor frecuencia en los pastizales los dos años de muestreo.

Un total de 33 especies que fueron detectadas en la vegetación de los pastizales pastoreados no se encontraron en ninguno de los muestreos de los matorrales no pastoreados (tabla 3.11.b)

3.3.6. Similitud de la composición florística de la vegetación

De las 151 especies identificadas en los dos muestreos de vegetación, 60 de ellas estuvieron presentes en los dos sistemas, 46 fueron exclusivas de los pastizales y 45 lo fueron de los matorrales.

La similitud cualitativa entre fechas para cada sistema fue bastante alta, mientras que la similitud entre sistemas presentó valores muy bajos (tabla 3.12), lo que indica la disparidad de los espectros florísticos encontrados en los muestreos de vegetación de pastizales y matorrales.

Tabla 3.12. Similitud cualitativa (media) inter e intra-sistemas, medida por medio del índice de Jaccard a la escala de parcela.

	Past96	Past97	Mat 96
Past97	0,708	-	
Mat96	0,317	-	
Mat97	-	0,266	0,676

Se efectuó un escalado multidimensional de la matriz de similitud de Jaccard, basada en los datos de presencia-ausencia de las especies, análisis que se representa en la figura 3.10. En ella se puede comprobar cómo se establecieron dos semiespacios bien definidos en el escalado multidimensional, cada uno de los cuales define a un sistema.

Las muestras de los pastizales presentaron una similitud sólo ligeramente mayor que los matorrales, tanto entre fechas (tabla 3.12), como dentro de cada fecha (media del índice de Jaccard; Pastizales 1996 = 0,565; Pastizales 1997 = 0,502; Matorrales 1996 = 0,523; Matorrales 1997 = 0,539).

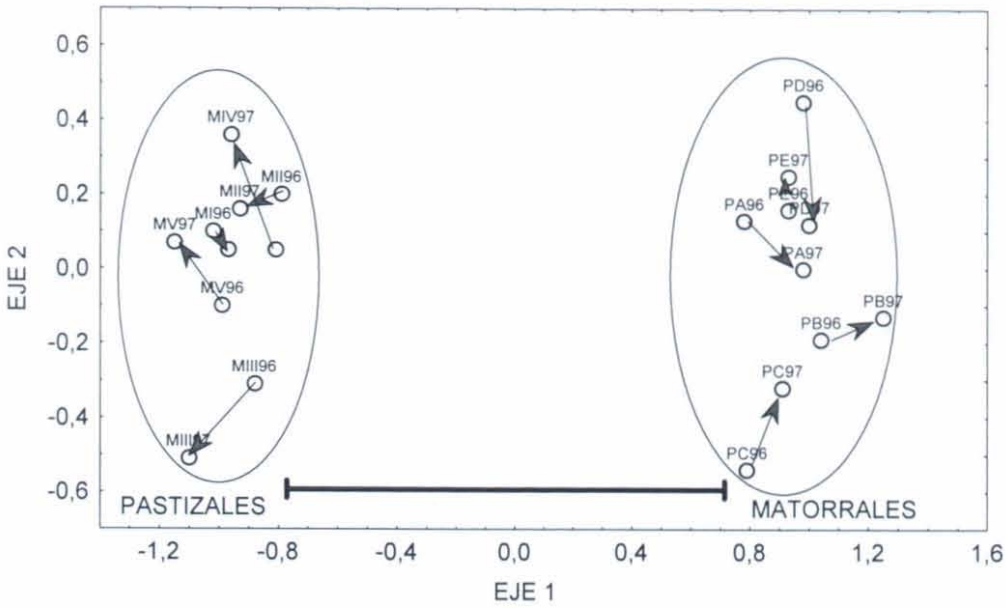


Figura 3.10. Escalado Multidimensional de la composición florística de las dos zonas en estudio los dos años considerados. Se han agrupado las muestras de una misma zona para facilitar la comprensión de la figura. Las flechas unen las mismas parcelas, en dos años consecutivos. Proporción de varianza absorbida=0,992. Estrés final=0,049. n=151.

El análisis realizado a partir de los valores de similitud dentro de fechas y de cada sistema, para comprobar si existían diferencias entre sistemas en su similitud interna se presenta en la tabla 4.13.

En dicha tabla se puede observar que el factor zona presentó diferencias significativas, presentando valores mayores en los pastizales pastoreados, los dos años de estudio. Esto quiere decir que la similitud interna dentro de cada fecha fue significativamente superior en los pastizales pastoreados (figura 3.11).

Tabla 3.13. Resultados del test ANOVA de medidas repetidas del efecto zona, año e interacción, para los datos de similitud calculados mediante el índice de Jaccard por parcela.

	g.l.	M.C.	F	p
Zona	1	0,148	28,591	**0,000**
Año	1	0,041	8,919	**0,008**
Zona x Año	1	0,015	3,224	0,089

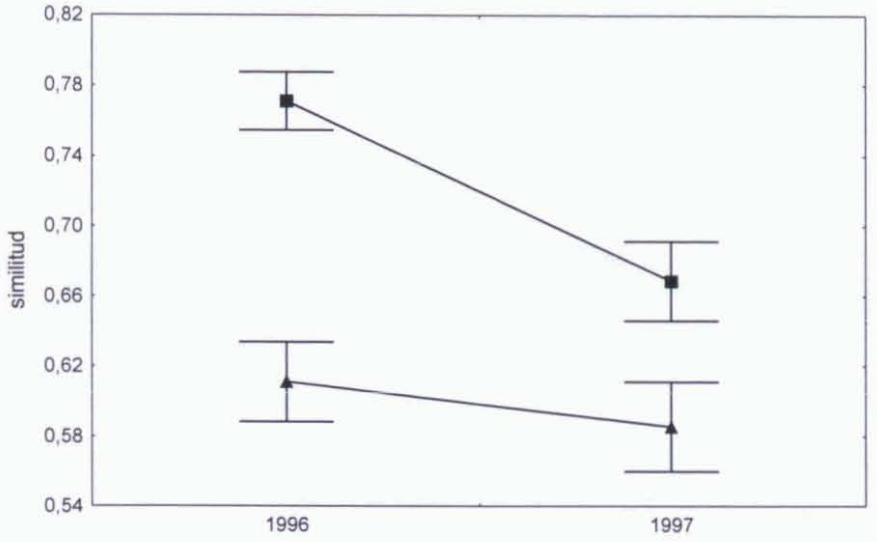


Figura 3.11. Similitud (media ± error típico) calculada mediante el índice de Jaccard, en las dos fechas de muestreo (triángulo = pastizales pastoreados; cuadrado = matorrales sin pastoreo)

3.4. Discusión

Los resultados previamente expuestos muestran las evidentes diferencias en la estructura de la vegetación que existen entre dos sistemas tan distintos como son los pastizales pastoreados y los matorrales. Los resultados de los análisis sobre la riqueza de especies y la diversidad amplían algunos de los conocimientos previos que se tenían sobre este tipo de sistemas. Acerca de todo ello se discute en este apartado.

3.4.1. ¿Son los pastizales más ricos en especies que los matorrales?

Frecuentemente se ha comentado la positiva influencia del pastoreo moderado sobre la riqueza y la diversidad de los pastizales mediterráneos. Puerto *et al.* (1990) mostraron cómo los valores más altos de riqueza y de diversidad (medida mediante el parámetro H') aparecen en los pastizales oligotróficos sometidos a presiones intermedias de pastoreo, mientras que en zonas sin pastoreo, aún más oligotróficas, se presentan los valores más bajos de riqueza y de diversidad. Montalvo *et al.* (1993) encontraron valores de diversidad (medidos como número de especies en cuadrados de 20x20 cm) menores en zonas sin pastorear (aunque se trataba de exclusiones experimentales durante periodos relativamente cortos, donde la acumulación de materia muerta podría causar efectos no controlados sobre la germinación y éxito de las semillas). Otros estudios han mostrado influencias negativas del pastoreo sobre la riqueza (para contrastar trabajos ver, entre otros: Harper, 1977; Naveh y Whittaker, 1979; Milchunas *et al.*, 1989; Noy-Meir *et al.*, 1989; Noy-Meir, 1990; Briske y Noy-Meir, 1998), aunque también se ha encontrado que no existían diferencias en la riqueza entre zonas pastoreadas y no pastoreadas (Milberg y Hansson, 1994; García-González *et al.*, 1998). Proulx y Mazumder (1998) mostraron que la respuesta de la riqueza de especies al pastoreo varía en función de las concentraciones de nutrientes del sistema y de la intensidad de la presión de ganado.

Las explicaciones de por qué los herbívoros aumentan la diversidad de los pastizales son variadas. Una de las más aceptadas es la hipótesis de la *perturbación media* (Sousa, 1984) que postula que la diversidad máxima se obtiene a niveles intermedios de cualquier factor de perturbación, el cual de manera intermitente retira biomasa vegetal o individuos, mientras que en sistemas no perturbados o en los *sobreperturbados* disminuyen los valores de biodiversidad. La pregunta es si el

pastoreo continuo es una perturbación, ya que en sistemas sometidos desde antiguo a un uso ganadero extensivo, el pastoreo no supone una alteración de las condiciones normales de la comunidad (Milchunas *et al.*, 1990; Fernández Alés *et al.*, 1993). A lo largo de todo este trabajo se reconoce el pastoreo como un tipo de perturbación que, aunque integrada en la historia funcional de los pastizales, provoca alteraciones a varias escalas en la estructura de las comunidades vegetales (Bullock *et al.*, 1995).

Un tercer marco teórico sería el que reconoce los pastizales como formados por una "matriz" de especies dominantes con *gaps* o "huecos" donde las especies subordinadas se pueden regenerar (Grubb, 1985). Estos huecos podrían ser creados por el ganado, mediante hozadas, pisoteo, el mismo consumo de la vegetación, deposición de excrementos, etc., por lo que un nivel medio de pastoreo incrementaría la diversidad del pastizal, mientras que un *sobrepastoreo* excesivo o un abandono del mismo podría llevar a la destrucción de la matriz y a la pérdida de diversidad (ver también Bullock *et al.*, 1995).

En el caso de estudio que aquí se presenta, los sistemas pastoreados y los matorrales sin pastoreo no presentaron diferencias en la riqueza de especies a las escalas de sistema y de parcela. Los números totales de especies de cada año y los acumulados, entendidos como el número de especies de la primera observación más las especies nuevas recogidas el segundo año (van der Maarel y Sykes, 1993), fueron extraordinariamente similares los dos años de muestreo. Los análisis de la riqueza de especies a la escala de unidad muestral tampoco mostraron diferencias significativas entre sistemas, aunque sí una clara tendencia hacia un mayor número de especies en los pastizales.

Así pues, los soportes conceptuales antes comentados no resultan perfectamente adaptables al ejemplo que se presenta en este trabajo, ya que, si bien son válidos para explicar la alta riqueza que muestran los pastizales, no explican los valores que alcanzan los matorrales tras largos años de abandono del pastoreo. De hecho, la riqueza de especies es una función de procesos históricos (Pärtel *et al.*, 1996; Zobel, 1997). Los resultados obtenidos quizás sean una constatación de que los análisis a escalas grandes no ilustran suficientemente bien (al menos por sí solos) los cambios en la estructura de las comunidades (van der Maarel y Sykes, 1993), y de que es necesario la utilización simultánea de varias escalas espaciales, con distintos parámetros ecológicos, para analizar las respuestas de la vegetación al pastoreo y minimizar la posibilidad de extraer conclusiones incompletas o inexactas (Briske y Noy-Meir, 1998).

3.4.2. Diversidad, dominancia y rareza

El uso combinado de la riqueza y de los índices de diversidad que se ha utilizado en este capítulo, permite explorar los datos a distintas escalas espaciales y a distintos niveles de la jerarquía de dominancia (Peet, 1974; Chaneton y Facelli, 1991). Los resultados de la comparación a las mayores escalas de los dos índices de diversidad aquí utilizados (N_2 y N_1) no ofrecieron diferencias significativas entre sistemas, aunque los matorrales, en líneas generales, presentaron una diversidad más alta a la escala de parcela, especialmente cuando se ponderaron las especies abundantes (índice N_2). Esto indica que existe una mayor importancia de las especies abundantes en los pastizales (o de las especies de frecuencia de aparición media-alta). Esto es, los sistemas pastoreados serían más homogéneos a gran escala que los no pastoreados, algo que se corroboró con el análisis de la similitud. Los matorrales presentarían a la escala de parcela una mayor diversidad, definida por la suma o adición de numerosas manchas que difieren marcadamente en su estructura de dominancia (ver: Chaneton y Facelli, 1991). Algunos autores han postulado que este tipo de diversidad estaría marcado por diferencias en la disponibilidad de recursos y las condiciones del hábitat (Chaneton y Facelli, 1991; Tilman y Downing, 1994), que serían más uniformes en los pastizales.

Los pastizales pastoreados presentaron una diversidad algo mayor a la escala de cuadrado. La mayor densidad de especies por unidad muestral de los pastizales no influye en esta medida de la diversidad, ya que los índices de Hill no evalúan la cantidad de especies, sino el reparto proporcional (Peet, 1974). La diversidad de especies más baja se ha relacionado con bajas o nulas tasas de pastoreo, mientras que la mayor diversidad se ha relacionado con medias a altas tasas de pastoreo (de Leeuw y Bakker, 1986; Oesterheld y Sala, 1990) y con ambientes poco predecibles (Grubb, 1977; Tilman, 1994), lo que está de acuerdo con la teoría de que a tasas medias de perturbación, la diversidad se incrementa (Sousa, 1984).

La equitatividad fue más alta en los matorrales. Valores bajos de la equitatividad indican que un gran número de especies de la comunidad es dominante (Peet, 1974). El concepto de equitatividad es independiente de la riqueza de especies, y se refiere al reparto de la importancia o proporcionalidad de las especies en la muestra (Peet, 1974). Se ha utilizado el índice de equitatividad de la ratio de Hill (N_2 / N_1) debido a que es independiente del número muestral. Esta es una medida de difícil interpretación, pero, en general, se puede decir que la variación en los valores de la *ratio* expresa la variación en la contribución de especies raras y frecuentes a las

comunidades, con lo que se convierte en un indicador de las relaciones de dominancia subyacentes.

Algunos trabajos han encontrado que zonas pastoreados eran más diversas que zonas no pastoreadas a las escalas más pequeñas de análisis, invirtiéndose esa relación al aumentar la escala (Facelli *et al.*, 1989). No parece existir una razón única de la mayor densidad y diversidad de especies de los sistemas pastoreados a los niveles mas detallados del estudio, sino que, más bien, se pueden encontrar diferentes explicaciones alternativas y/o complementarias. Junto a otras teorías ya comentadas (la de la "perturbación media", de Sousa [1984] o la de "pastizales como matriz", de Grubb [1985]) podría seguirse el razonamiento de van der Maarel y Sykes (1993) y su "modelo del carrusel": el pastizal sería un medio muy homogéneo, donde todas las especies tendrían el mismo "nicho" (entendido como una combinación de distintos factores) y grandes probabilidades de llegar a cualquier parte del sistema, lo que se traduce en una mayor probabilidad de encontrar un mayor número de especies por unidad muestral. Los resultados de los análisis de la equitatividad y de distribución de las frecuencias podrían confirmar en parte esta teoría: los pastizales presentarían más especies de frecuencia media-alta, mientras que los matorrales tendrían un número mayor de especies raras o de baja frecuencia; este patrón se repite los dos años de estudio. Las especies raras de los matorrales no pastoreados se ubicarían como núcleos poblacionales relativamente aislados unos de otros. Por supuesto, esta teoría debe ser confirmada con el estudio de procesos dinámicos (bancos de semillas y procesos dispersivos, por ejemplo), que son tratados en detalle en capítulos posteriores. Otros modelos teóricos podrían ajustarse en mayor o menor medida a los resultados obtenidos en los análisis de la riqueza y la diversidad (ver p.e.: "modelo llave-cerradura", Gigon y Leutert, 1996; "modelo de las sillas musicales", Crawley, 1986).

3.4.3. Variabilidad interanual

Por último, debe hacerse mención a la variabilidad interanual de la riqueza y la diversidad en los dos sistemas. El año 1996 presentó más especies que el año 1997, tanto en los pastizales como en los matorrales, y a las dos escalas de análisis. Existe la posibilidad de que se hubieran recogido menos especies el segundo año debido a que se realizó un muestreo menos (sólo dos, por los tres de 1996). Sin embargo, las especies que desaparecieron de los muestreos en 1997 no fueron exclusivas de algún momento concreto de la primavera anterior (primavera temprana o principios del

verano, por ejemplo), sino que fueron recogidas a lo largo de los tres muestreos, lo que descarta tal posibilidad.

La influencia de factores climáticos en la riqueza de especies parece una hipótesis más plausible. La distribución de las lluvias y de los periodos de sequía en otoño determina la cantidad y la composición de las semillas germinadas (Peco, 1989; Espigares y Peco, 1993 y 1995; Peco *et al.*, 1998a). Ya se ha comentado que el año 1997 fue ligeramente más seco y con una distribución de la precipitación más irregular que el año 1996. El descenso en el número de especies del año 1997 podría deberse a la escasez de precipitaciones en los momentos adecuados para la germinación de las semillas y la supervivencia de las plántulas. Debe recordarse que el año 1997 registró menos de 3 mm de lluvia durante los meses de Febrero y Marzo, por valores superiores a los 70 mm en el mismo periodo de 1996 (ver capítulo 2).

El factor año también presentó variaciones en los análisis de diversidad a todas las escalas. Los dos sistemas mostraron la misma variación y en el mismo sentido, por lo que parece que la influencia climática fue del mismo estilo para los dos sistemas en estudio. La diversidad (N_2 y N_1) descendió el año 1997 en los pastizales y los matorrales, desplazando la relación de dominancia hacia un mayor peso de las especies abundantes en los años más secos y hacia una desaparición o rarefacción de la especies más escasas.

3.4.4. Liquen, musgo y suelo desnudo

Los sistemas no pastoreados presentaron una mayor cobertura de liquen que los sistemas pastoreados, los dos años de estudio. Este liquen forma en los matorrales extensas *costras* (líquenes crustáceos *sensu* Strasburger, 1986), lo que denota una mayor acidez y un menor contenido en nutrientes (Montoya Oliver, 1988). Las *costras* de liquen podrían dificultar la germinación de las semillas, al reducir el número (o la superficie) de espacios aptos para la germinación. Por el contrario, los líquenes que se encuentran en los pastizales pastoreados son de tipo folioso o foliáceo (Strasburger, 1986), adaptados a los tallos y las hojas de las plantas. El segundo año, algo más seco durante los últimos meses del invierno, se incrementó la cobertura de liquen. También aumentó la cobertura de musgo el segundo año, aunque este resultado parece contradictorio con el anterior. Sin embargo, probablemente se debe a un problema en la asignación de los valores. Como se debe recordar, siempre se escogió el valor más alto que presentaron a lo largo de los distintos muestreos anuales. Por tanto, es posible que la cobertura de musgo se incrementara rápidamente tras algún

episodio de lluvia primaveral, debido a su capacidad casi instantánea de respuesta a la humedad, mientras que el liquen presentó su máxima cobertura en el primer muestreo, cuando el déficit de agua era más evidente.

La superficie de suelo desnudo fue significativamente superior en los matorrales no pastoreados en 1996, aunque esta relación se invirtió el año siguiente, quizás como una respuesta a la menor precipitación de ese año, especialmente en meses claves para el desarrollo de las plantas. En los matorrales permaneció casi idéntica los dos años, como si fueran menos dependientes de sucesos climáticos. En cualquier caso, los datos disponibles no permiten extraer muchas conclusiones acerca de la influencia de estas variables en el funcionamiento de los sistemas estudiados. Es presumible algún tipo de relación entre la riqueza de especies y la superficie de suelo desnudo o la cobertura de liquen y de musgo, especialmente a las escalas menores del análisis, aunque los análisis de correlación no ofrecieran ningún resultado significativo.

3.4.5. ¿Tienen las mismas especies los pastizales y los matorrales?

Los dos sistemas en estudio fueron muy heterogéneos, con una similitud media intramuestral de aproximadamente 0,525 (índice de Jaccard). La similitud de la composición florística entre pastizales y matorrales fue bastante baja (0,317), a pesar de que un alto número de especies (60) estaba presente en las dos zonas. En otras ocasiones se han documentado cambios en la composición florística debidos a variaciones en la presión del ganado (p.e.: Milberg y Hansson, 1994; van de Koppel *et al.*, 1996; Fuhlendorf y Smeins, 1997; Pagnotta *et al.*, 1997), o se ha definido al pastoreo como una de las principales fuerzas directrices de cambio en la estructura de la comunidad (Belsky, 1986, Milchunas *et al.*, 1989; Briske y Noy-Meir, 1998; Noy-Meir, 1998).

A pesar de que las familias mejor representadas fueron las mismas en los pastizales y en los matorrales (Gramíneas, Compuestas, Leguminosas y Cariofiláceas), la composición florística de los dos sistemas resultó muy diferente. Las especies más frecuentes en los pastizales se correspondieron con lo esperable: *Poa bulbosa* y *Aphanes microcarpa*, a las que se une un gran número de pequeñas dicotiledóneas anuales. Fernández Alés *et al.* (1993) encontraron que este tipo de especies es más habitual en zonas pastoreadas que en zonas no pastoreadas. En este último tipo de sistemas suelen abundar las gramíneas (Fernández Alés *et al.*, 1989; Leiva *et al.*, 1997; Peco *et al.*, 1998b). Los matorrales no pastoreados presentaron alta frecuencia de cantueso (*Lavandula stoechas*), y junto a herbáceas dicotiledóneas similares a las

de los pastizales aparecieron también numerosas gramíneas. Es decir, en los matorrales coexistían especies de pequeña talla y longevidad efímera con especies perennes, de gran tamaño. De las especies comunes a ambos sistemas, muy pocas presentaron diferencias significativas entre sistemas en la frecuencia de aparición.

3.4.6. Sistema pastizal *versus* sistema matorral

El pastoreo puede favorecer de muchas maneras diferentes a una comunidad: Por ejemplo, el consumo de las partes aéreas de la vegetación aumenta la disponibilidad de nutrientes, ya que existe una movilización continua de ellos. La herbivoría puede aumentar la producción de semillas por planta (ver p.e.: Paige y Whitman, 1987; Russi *et al.*, 1992; Briske y Noy-Meir, 1998); el trasiego del ganado incrementa la cantidad de sitios aptos para la germinación (Harper, 1977; Grubb, 1985; Oesterheld y Sala, 1990), homogeneiza el patrón estructural de la vegetación a gran escala (Facelli *et al.*, 1989; van den Bos y Bakker, 1990; Malo *et al.*, 1995) y aumenta la distancia de dispersión de muchas de las semillas (Harper, 1977; Janzen, 1984; Malo, 1995; Poschlod *et al.*, 1996), por lo que la posibilidad de encontrar sitios adecuados para la germinación se incrementa. Oesterheld y Sala (1990) concluyeron su estudio de la influencia del ganado sobre la estructura de la vegetación en que las zonas con pastoreo mantienen una estructura vegetal de muchos individuos de pequeña talla, mientras que en zonas abandonadas desciende la densidad de individuos, aunque se incremente la talla de los mismos.

Los matorrales, por el contrario, no tienen pastoreo. Los nutrientes que existieran en el suelo dejan de ser movilizados por el consumo y las deposiciones, y se van fijando a las estructuras vegetales (tallos y raíces de especies perennes), se mantienen en los tallos muertos de las anuales, o se van por escorrentía superficial. La estructura del terreno cambia, ya que disminuye la compactación por pisoteo y por los aportes de los excrementos, lo que facilita el lixiviado de los nutrientes y las pérdidas de agua subsuperficial[1], aumentando el riesgo de sequía estival (Facelli *et al.*, 1989). El abandono del ganado favorece además la existencia de *costras* de líquenes (Pirintsos *et al.*, 1998), que podrían impedir la germinación de las semillas. Además, sin ganado se reducen vertiginosamente los vectores dispersivos (Poschlod *et al.*, 1996), por lo que a la baja disponibilidad de recursos (de sitios aptos o *safe sites*), se suma la

[1] Roig *et al.* (1998), en un estudio realizado en el valle del Paular (Madrid), encontraron una disminución patente en el contenido de elementos finos (arcilla, limo y materia orgánica) al pasar de majadal a tomillar, comunidades similares a las aquí estudiadas.

menor probabilidad de llegar a los sitios donde existen esos recursos (Primack y Miao, 1992; Gigon y Leutert, 1996).

Por supuesto, a todo ello se deberían sumar los posibles efectos de alelopatías (¿quizá el cantueso?), de competencia de perennes (que se incrementa al disminuir el número de sitios adecuados para la germinación, Leps y Stursa [1989]), etc., y el hecho de que el *pool* de especies típicas de los matorrales sea menor (Zobel, 1992; Eriksson, 1993). En definitiva, la lotería de que una semilla caiga en un buen sitio disminuye. Como resultado, se incrementa la rarefacción de las especies, con riesgos de extinciones locales, y con menor riqueza a las escalas más detalladas.

CAPÍTULO 4. ESTRUCTURA DEL BANCO DE SEMILLAS

4.1. Introducción

Los bancos de semillas, como ya se ha detallado en la introducción general, están formados por las semillas viables presentes en el suelo y sobre él, y que pueden mantener su viabilidad hasta que encuentran las condiciones adecuadas para germinar (Simpson *et al.*, 1989). Si bien se ha constatado la importancia de los bancos de semillas en gran número de regiones y ambientes (ver revisiones en Roberts, 1981; Cavers, 1983; Fenner, 1985; Leck *et al.*, 1989; Fenner, 1992; Cavers, 1995), en los pastizales mediterráneos, caracterizados por la presencia numerosa de especies anuales, los bancos de semillas adquieren una relevancia especial, ya que la regeneración de la cubierta vegetal depende fundamentalmente de las semillas que han sido depositadas en el suelo durante las temporadas previas de producción. Esta convivencia de propágulos "recientes" con otros más antiguos, que se mantienen activos desde años atrás, es una de las características sobresalientes de los bancos del suelo, que aportan a la comunidad vegetal un valor genético añadido, que permite soslayar con éxito eventos catastróficos ocasionales (Fenner, 1985; Venable, 1989; Levin, 1990).

La composición de los bancos de semillas, esto es, las especies que en él se encuentran y la abundancia de semillas que presentan, depende de múltiples factores ambientales (Thompson, 1978), que a menudo actúan de manera combinada. Por ejemplo, la composición florística y la densidad de semillas son tan dependientes de la vegetación previa que se asentó sobre el suelo, como de los procesos dispersivos que pueden hacer llegar una semilla al suelo desde distancias más o menos lejanas (Simpson *et al.*, 1989). Se ha documentado que el tamaño del banco del suelo tiende a disminuir con la altitud (Milton, 1939; Thompson, 1992; Ortega, 1994; Ortega *et al.*, 1997), con la edad sucesional (Levassor *et al.*, 1990) o con la densidad de especies perennes en la vegetación (Milton, 1939; Major y Pyott, 1966; Thompson, 1978; Ortega *et al.*, 1997).

Otro aspecto que incide en el tamaño de los bancos de semillas es el uso del suelo. Por ejemplo, los campos de cultivo presentan elevadas densidades de semillas (Brenschley, 1918; Roberts y Feast, 1973; Thompson, 1978; Ball y Miller, 1989; Forcella, 1992). Las relaciones entre el banco de semillas y la intensidad de la

herbivoría han sido también tratadas, aunque las conclusiones son de tipo variable: el pastoreo puede aumentar la densidad de semillas (Major y Pyott, 1966; Harper, 1977; Donelan y Thompson, 1980; Russi *et al.*, 1992; Bakker *et al.*, 1996a), disminuirla (Bertiller, 1992; Pierce y Cowling, 1991; Milberg, 1995; Jutila Erkkilä, 1998), no afectarla (Milchunas *et al.*, 1993; Ortega, 1994; Ortega *et al.*, 1997) o generar efectos contrapuestos según las especies (Traba *et al.*, 1996). Esta relación parece dependiente del tipo de comunidad vegetal (Ortega *et al.*, 1997).

La variabilidad de los bancos de semillas no es únicamente dependiente de procesos a gran escala, sino que se subordina también a otros factores que se desarrollan a escalas locales. La topografía (Coffin y Lauenroth, 1989; Ortega, 1994; Ortega *et al.*, 1997), la acción de la fauna edáfica (Willems y Huijsmans, 1994; Thompson *et al.*, 1994) o la profundidad a la que se toman las muestras (Moore y Wein, 1977; Bigwood y Inouye, 1988; Kemp, 1989; Pickett y McDonell, 1989) son, entre otros, condicionantes que influyen en la evaluación del tamaño y de la composición de los bancos de semillas.

Junto a esta variabilidad espacial, los bancos de semillas muestran a menudo una alta fluctuación temporal, con máximos en otoño y mínimos en primavera que han sido detectados especialmente en comunidades dominadas por especies anuales (Bartolome, 1979; Young *et al.*, 1981, Russi *et al.*, 1992; Ortega, 1994; Ortega *et al.*, 1997). Este patrón estacional responde a la actividad característica de estas especies anuales, que tras la temporada de producción mueren, y dejan como elemento de regeneración a sus semillas, que suelen germinar en otoño, tras las primeras lluvias (Bartolome, 1979; Espigares y Peco, 1993).

En este contexto de amplia posibilidad de variación que presentan los bancos de semillas, la descripción general de su composición y densidad, así como de sus pautas estacionales, es el primer paso a desarrollar en un estudio que pretenda involucrar además a procesos dinámicos (dispersión, depredación, etc.). Los dos sistemas que se analizan en este trabajo deberían mostrar diferencias entre sí en la estructura de sus bancos de semillas, pero también deberían exhibir cambios en su composición en función de la profundidad y del momento del ciclo anual en que se hayan tomado las muestras.

Siguiendo estas pautas y los antecedentes expuestos, las hipótesis a testar a lo largo del capítulo son las siguientes:

- La parte superficial del banco de semillas presentará una mayor densidad de semillas y una más alta riqueza de especies que la parte profunda, ya que este último segmento se debe ver poco afectado por la producción estacional.

- Los bancos de semillas mostrarán una acusada fluctuación estacional, con máximos en otoño, tras la producción de la temporada, y mínimos en primavera. Esta variabilidad será apreciable en el segmento superficial, mientras que en el profundo no se deben apreciar cambios temporales.

- Los sistemas pastoreados mantendrán densidades de semillas y números de especies superiores a los sistemas no pastoreados, debido al efecto positivo del ganado sobre la producción de semillas.

- Estas especies anuales serán las que aporten la mayoría de las semillas en ambos sistemas, ya que la producción y aporte de semillas por parte de las especies perennes será de mucha menor entidad.

- Los sistemas pastoreados presentarán una similitud mayor que los sistemas no pastoreados, debido a la homogeneidad que produce el ganado mediante el transporte de sus semillas.

4.2. Materiales y métodos

4.2.1. Área de estudio y métodos generales

Como se ha detallado en el capítulo 2, en las dos zonas en estudio se instalaron 5 parcelas de 10x10 m, dentro de cada una de las cuales se colocaron al azar 20 cuadrados de 50x50 cm. En cada uno de estos cuadrados se ubicó en su zona central 1 cuadrado de 20x20 cm, que se marcó con clavos para el control permanente de la vegetación.

Junto a cada uno de estos cuadrados se realizaron extracciones de suelo en tres momentos de un ciclo anual: en la primavera temprana de 1996 (principios de febrero), previamente a la temporada de floración y fructificación; en el otoño de 1996 (2ª semana de septiembre), justo antes de la temporada de germinación; y en la primavera temprana de 1997 (mediados de marzo). En cada época de muestreo se extrajeron 100 sondas de suelo de cada sistema en estudio, una junto a cada cuadrado permanente.

Para ello se utilizó una sonda diseñada al efecto (diámetro interior = 4 cm; profundidad = 10 cm), que permitía realizar una separación del suelo extraído, de 0-5 cm (de aquí en adelante denominado sonda alta) y de 5-10 cm (en adelante sonda baja). La superficie de la unidad muestral era de 12,57 cm^2 y el volumen total de 62,83 cm^3 (31,415 cm^3 cada división de la sonda).

Las muestras de suelo fueron colocadas en bolsas de papel y trasladadas al laboratorio, donde se extendían y secaban durante un día. Posteriormente, fueron instaladas en el invernadero, donde inmediatamente se inició el proceso de germinación, como se ha descrito detalladamente en el capítulo 2. Las muestras se mantuvieron en el invernadero durante 16 meses (las muestras de las dos primaveras) o 20 meses (las de otoño), cambiando la posición de las bandejas periódicamente, para homogeneizar las condiciones de luminosidad del invernadero.

La bandejas en las que se mantenían las muestras de suelo eran regadas por capilaridad al menos 2 veces a la semana en invierno, y cuando fuera necesario durante los momentos de mayor calor. Durante los meses de agosto de 1996 y 1997

se detuvo el riego, tras comprobar que ninguna semilla había germinado en el mes anterior, para reiniciarlo en el mes de septiembre.

Las plántulas se arrancaban en cuanto eran identificadas, lo que en la mayoría de los casos ocurría en estados tempranos de crecimiento. Sin embargo, algunas especies necesitaban caracteres tardíos para su determinación, por lo que eran transplantadas hasta que podían ser correctamente identificadas. Algunos ejemplares morían antes de ser reconocidos a nivel específico, por lo que se ha decidido agrupar a estas plantas bajo el genérico; es el caso de los géneros *Chenopodium spp.*, *Myosotis spp.* y *Senecio spp.* Para las especies del género *Vulpia* se han mantenido los dos datos, los de las especies correctamente identificadas y los que no pudieron serlo, y que se encuentran bajo la denominación *Vulpia spp.*

4.2.2. Análisis estadísticos

Se han analizado mediante tests de ANOVA de medidas repetidas las diferencias en densidad de semillas y riqueza de especies (total y media por sonda) en pastizales y matorrales, para las dos profundidades y en los tres muestreos sucesivos, con el objetivo de detectar diferencias entre sistemas y para conocer los cambios estacionales. Este análisis se ha efectuado a dos escalas espaciales: parcela y unidad muestral (sonda). Los datos de densidad de semillas (total por parcela y media por sonda) han sido transformados mediante la fórmula Log (x+1), útil para los casos en que la media esté positivamente relacionada con la varianza (Sokal y Rohlf, 1979). Para detectar diferencias atribuibles a un único factor se han realizado comparaciones planificadas, por medio de ANOVA de 1 vía (Statsoft, 1995).

La comparación entre los dos sistemas se ha completado con un análisis de la densidad de semillas de las especies comunes (presentes en ambos sistemas). Los datos de total de semillas por parcela de estas especies se han analizado mediante un test de la U de Mann-Whitney, útil para bajos números muestrales (Siegel y Castellan, 1995).

Este test se ha utilizado también para comparar los valores de agregación de semillas para aquellas especies comunes con más de 4 datos. La agregación ha sido calculada mediante la razón media / varianza (Kershaw, 1973). Debido al requisito de tener una n>4, muy pocas especies han podido ser comparadas.

Con objeto de conocer las aportaciones de distintos grupos taxonómicos, se efectuó una agrupación de las especies en cuatro grupos (Gramíneas, Leguminosas, Otras Dicotiledóneas y Otras Monocotiledóneas), en función de la densidad de semillas.

Esta agrupación también se realizó para las especies anuales y perennes (incluidas en este grupo las bianuales), y se realizó una comparación entre sistemas por medio de un test de χ^2.

La similitud cualitativa entre las dos profundidades, entre sistemas, y entre fechas dentro de cada sistema se ha analizado por medio del índice de Jaccard, para el que se ha estimado la media de todas las comparaciones posibles como valor indicativo. Esto se ha hecho con los datos separados para cada segmento de profundidad. A partir de la matriz de similitud de Jaccard se ha efectuado un Escalado Multidimensional, con configuración inicial de Guttman-Lingoes (SYSTAT, 1992). Con los valores de similitud dentro de cada fecha y sistema, y por cada segmento de profundidad, se efectuó un análisis de ANOVA de medidas repetidas para comprobar si existían diferencias entre sistemas en su similitud interna.

4.3. Resultados

4.3.1. Descripción general de los bancos de semillas

En las 600 muestras cultivadas en los invernaderos, correspondientes al volumen completo de la sonda (0-10 cm), en los tres momentos de muestro y en los dos sistemas (0,377 m^2 y 18,9 litros de tierra por zona de estudio), germinaron 17.045 semillas pertenecientes a 118 especies (tabla 4.1), 50 de las cuales fueron comunes a ambos sistemas en estudio.

Tabla 4.1. Semillas germinadas y número de especies aparecidas en las muestras de banco de semillas en los dos sistemas en estudio. Bajo el dato de semillas germinadas se presenta entre paréntesis el que correspondería a $1m^2$. BSPR96 = Banco de semillas de primavera 1996; BSOT96 = Banco de semillas de otoño 1996; BSPR97 = Banco de semillas de primavera 1997.

	PASTIZALES PASTOREADOS			MATORRALES SIN PASTOREO		
	BSPR96	BSOT96	BSPR97	BSPR96	BSOT96	BSPR97
nº semillas	1.993	7.393	3.583	1.280	1.521	1.275
	(15.855,2)	(58.815)	(28.504,3)	(10.183)	(12.100,2)	(10.143,2)
nº especies	64	75	60	56	61	64

Las 88 especies diferentes recogidas en los bancos de semillas de los pastizales pastoreados supusieron un 75,9% de las especies aparecidas en todos los muestreos de banco + vegetación (116), lo que se podría considerar el *pool* local de especies (*sensu* Pärtel *et al.*, 1996; Zobel *et al.*, 1998). En el caso de los matorrales, las 81 especies diferentes representaron el 69,8% de las aparecidas en el conjunto de muestreos de banco + vegetación (116, también) .

Una mayor elaboración de los datos permitió advertir que en los pastizales pastoreados hubo 29 especies que aparecieron en la vegetación y no en el banco; 39 especies se encontraron en el mismo caso en los matorrales. También aparecieron especies exclusivas del banco de semillas y que no fueron detectadas en la vegetación: Concretamente 10 especies en los pastizales y 11 en los matorrales. Estos datos se analizarán en profundidad en el capítulo siguiente.

4.3.2. Variabilidad espacial y temporal de los bancos de semillas.

4.3.2.1. Densidad de semillas

El banco de semillas superficial (o sonda alta) presentó una densidad de semillas significativamente mayor que el banco profundo (sonda baja), tanto en primavera como en otoño, en los dos sistemas (tablas 4.2 y 4.3).

Más del 90% del total de las semillas germinaron en las muestras correspondientes a la sonda alta, excepto en la primavera de 1996 en los pastizales pastoreados, donde la sonda baja exhibió una densidad de semillas algo más alta (14,14%; tabla 4.2).

Tabla 4.2. Densidad de semillas por parcela (total y media ± error típico), para cada segmento de la sonda, en pastizales pastoreados (PAST) y matorrales sin pastoreo (MAT) para cada uno de los tres muestreos. Se presentan los valores para la sonda alta (s.a.) y sonda baja (s.b.).

	PRIMAVERA 1996		OTOÑO 1996		PRIMAVERA 1997	
	s.a.	s.b.	s.a.	s.b.	s.a.	s.b.
PAST	1.711	282	7.116	277	3.427	156
	342,2 ± 56,7	56,4 ± 11,3	1.432,2 ± 208,1	55,4 ± 31,7	685,4 ± 25,7	31,2 ± 6,8
MAT	1.185	95	1.438	83	1.170	105
	237,0 ± 41,2	19,0 ± 2,2	287,6 ± 32,7	16,6 ± 5,7	234,0± 32,0	21,0 ± 4,2

Tabla 4.3. ANOVA de medidas repetidas del efecto zona, fechas de muestreo, segmento de profundidad de la sonda e interacción, sobre la densidad de semillas por parcela (datos transformados Log10 (x+1)).

	g.l.	M.C.	F	p
Zona	1	2,171	32,121	**0,000**
Fecha	2	0,045	0,665	0,523
Profundidad	1	21,537	487,502	**0,000**
Zona x Fecha	2	0,076	1,124	0,342
Zona x Profundidad	1	0,069	1,551	0,225
Fecha x Profundidad	2	0,371	8,403	**0,002**
Zona x Fecha x Profundidad	2	0,144	3,262	0,056

La densidad de semillas en las dos partes de la sonda no varió de igual manera a lo largo de las tres fechas de muestreo (interacción Fecha x Profundidad; p = 0,002). La densidad de semillas por parcela en la sonda baja de ambos sistemas fue muy estable, sin fluctuaciones estacionales, como corresponde a la parte más profunda del suelo, poco influida por aportes procedentes de la producción anual (figura 4.1.b). Las comparaciones planificadas efectuadas no ofrecieron diferencias significativas para la densidad de semillas de la sonda profunda entre fechas, en ninguna de las dos zonas. Los pastizales pastoreados sufrieron variaciones de mayor entidad absoluta (figura 4.1.b) aunque con una gran amplitud del margen de error.

La parte superficial del banco mostró mayor variabilidad estacional que la parte profunda (figura 4.1.a), aunque sólo se manifestó significativa en el caso de los pastizales (comparaciones planificadas: ANOVA 1 vía; F = 34,38; p < 0,0001), mientras que los matorrales presentaron una densidad de semillas en superficie muy estable a lo largo de las tres fechas de muestreo (comparaciones planificadas: ANOVA 1 vía; F = 0,48; p = 0,496).

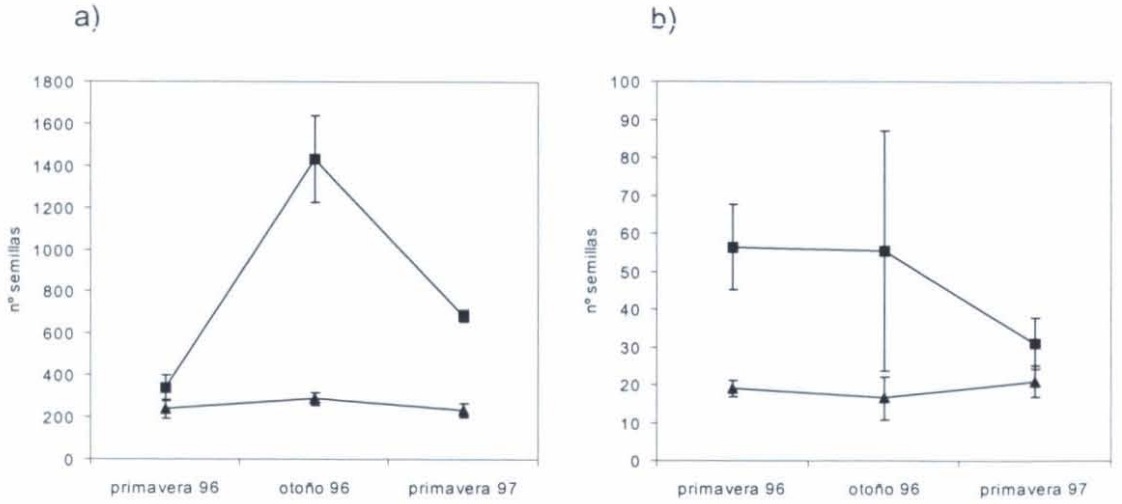


Figura 4.1. Media de semillas (± error típico) por parcela (cuadrado = pastizales pastoreados; triángulo = matorrales sin pastoreo). **a)** Datos correspondientes a la sonda alta (0-5 cm). **b)** Datos correspondientes a la sonda baja (5-10 cm). Nótense las diferentes escalas de cada gráfico.

Los pastizales pastoreados presentaron una densidad de semillas significativamente superior a la de los matorrales sin pastorear (tabla 4.3; factor Zona, p = 0,000). Las comparaciones planificadas mostraron diferencias significativas entre zonas en la densidad de semillas de la parte superficial del banco para todos las fechas, excepto para la primavera de 1996.

Por último, los pastizales pastoreados presentaron una densidad de semillas significativamente superior a los matorrales también en lo referente a las muestras de la fracción profunda del suelo (ANOVA 1 vía; $F = 8,15$; $p < 0,05$).

El análisis realizado con la densidad media de semillas por sonda, a fin de conocer la variabilidad en la densidad de semillas de los sistemas a una escala menor, mantuvo las diferencias fundamentales ya comentadas, por lo que no se hará más hincapié en los resultados. Tan sólo destacar dos interacciones que a la escala de parcela no resultaron significativas y a la escala de unidad muestral sí lo fueron. Es el caso de las interacciones Zona x Profundidad y Zona x Fecha x Profundidad (tabla 4.4), y que se refieren a la diferente variabilidad estacional en la densidad media de semillas por sonda que mostró cada zona en cada profundidad. En resumen, el patrón general se ajusta a lo encontrado para los datos totales por parcela, tras las comparaciones planificadas efectuadas, y el desarrollo de este análisis no aportó mayor información que la ya comentada al respecto.

Tabla 4.4. ANOVA de medidas repetidas del efecto zona, fecha de muestreo e interacción sobre la densidad media de semillas por sonda (datos transformados Log10 (x+1)) ($\alpha<0.05$).

	g.l.	M.C.	F	p
Zona	1	7,656	44,287	**0,000**
Fecha	2	0,537	3,104	0,063
Profundidad	1	72,297	800,015	**0,000**
Zona x Fecha	2	0,363	2,101	0,144
Zona x Profundidad	1	1,089	12,051	**0,002**
Fecha x Profundidad	2	1,188	13,144	**0,000**
Zona x Fecha x Profundidad	2	0,622	6,882	**0,004**

4.3.2.2. Riqueza de especies

En lo referente a la riqueza de especies, el banco superficial también presentó un número significativamente mayor de especies que el banco profundo, en las tres fechas y en los dos sistemas (tablas 4.5 y 4.6).

Tabla 4.5. Riqueza de especies por parcela (total y media ± error típico), para cada segmento de la sonda, en los pastizales (PAST) y los matorrales (MAT) para cada uno de los tres muestreos. Se presentan los valores para la sonda alta (s.a.) y sonda baja (s.b.).

	PRIMAVERA 1996		OTOÑO 1996		PRIMAVERA 1997	
	s.a.	**s.b.**	**s.a.**	**s.b.**	**s.a.**	**s.b.**
PAST	58	26	73	23	59	18
	25,8 ± 2,9	11,4 ± 0,7	39,2 ± 2,9	11,0 ± 1,8	26,6 ± 1,8	8,2 ± 0,8
MAT	54	25	61	27	61	31
	28,6 ± 2,8	9,2 ± 1,0	33,6 ± 0,7	11,0 ± 2,7	30,0 ± 2,1	10,6 ± 0,6

Las diferencias en la riqueza de especies por segmento de la sonda no fueron iguales en todas las fechas de muestreo (tabla 4.6, interacción Fecha x Profundidad, p = 0,003), ya que estas diferencias se amplificaron en el muestreo de otoño y se atenuaron en los de primavera (figura 4.2).

Tabla 4.6. ANOVA de medidas repetidas del efecto zona, fechas de muestreo, segmento de profundidad de la sonda e interacción sobre la riqueza de especies por parcela (α<0.05).

	g.l.	M.C.	F	p
Zona	1	0,267	0,011	0,917
Fecha	2	160,117	6,628	**0,005**
Profundidad	1	6242,400	469,059	**0,000**
Zona x Fecha	2	40,717	1,685	0,207
Zona x Profundidad	1	0,067	0,005	0,944
Fecha x Profundidad	2	98,750	7,420	**0,003**
Zona x Fecha x Profundidad	2	35,817	2,691	0,088

La riqueza de especies por parcela en la sonda baja de ambos sistemas se comportó de manera muy estable, al igual que había ocurrido con la densidad de semillas. No se apreciaron fluctuaciones estacionales (figura 4.2.b) y las comparaciones planificadas efectuadas no ofrecieron diferencias significativas entre fechas, en ninguna de las dos zonas.

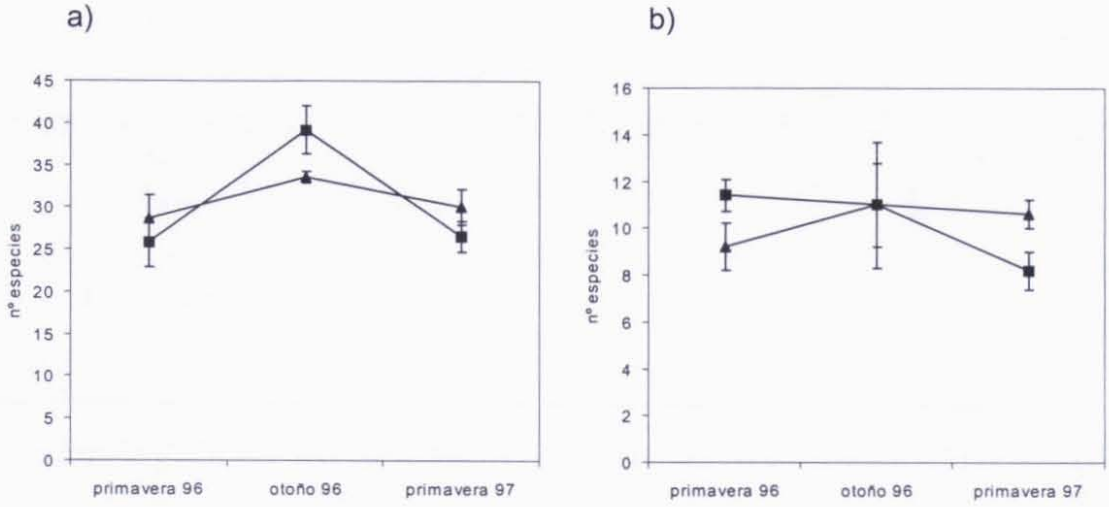


Figura 4.2. Media de especies (± error típico) por parcela (cuadrado = pastizales pastoreados; triángulo = matorrales sin pastoreo). **a)** Datos correspondientes a la sonda alta (0-5 cm). **b)** Datos correspondientes a la sonda baja (5-10 cm). Nótense las diferentes escalas de cada gráfico.

La riqueza de especies de la parte superficial del banco mostró cierta variabilidad estacional (figura 4.2.a), que sólo resultó significativa en el caso de los pastizales (comparaciones planificadas: ANOVA 1 vía; $F = 6,25$; $p = 0,020$), mientras que los matorrales se mantuvieron estables en su riqueza a lo largo de las tres fechas de muestreo (comparaciones planificadas: ANOVA 1 vía; $F = 1,27$; $p = 0,271$).

El análisis desarrollado no mostró diferencias significativas entre sistemas en la riqueza de especies por parcela (tabla 4.6, factor Zona, $p = 0,917$) y este comportamiento no varió entre fechas de muestreo (interacción Zona x Fecha; $p = 0,207$) ni entre segmentos de la sonda (interacción Zona x Profundidad; $p = 0,944$). Aunque los pastizales pastoreados presentaron una riqueza ligeramente mayor que los matorrales no pastoreados en la parte superficial del banco de otoño, esta relación se invirtió en el caso de los bancos de primavera (figura 4.2.a)

Al igual que se hizo para la densidad de semillas, este análisis se efectuó para los datos de densidad media de especies por sonda, con el objeto de conocer la variabilidad a la menor escala de estudio (tabla 4.7).

Tabla 4.7. ANOVA de medidas repetidas del efecto zona, fecha de muestreo e interacción sobre la densidad media de especies por sonda (datos transformados Log10 (x+1)) (α<0.05).

	g.l.	M.C.	F	p
Zona	1	1,174	21,979	**0,000**
Fecha	2	0,162	3,041	0,066
Profundidad	1	24,804	1031,463	**0,000**
Zona x Fecha	2	0,035	0,654	0,529
Zona x Profundidad	1	0,029	1,198	0,285
Fecha x Profundidad	2	0,301	12,523	**0,000**
Zona x Fecha x Profundidad	2	0,056	2,335	0,118

A pesar de que el número de especies por parcela fue extraordinariamente similar entre zonas (ver tabla 4.4), al descender en la escala de análisis y comparar la densidad media de especies por sonda, las diferencias entre zonas sí resultaron significativas (tabla 4.7; p = 0,000). Los pastizales pastoreados presentaron más especies por unidad muestral, tanto para la sonda superficial (comparaciones planificadas; ANOVA 1 vía; F = 32,24; p < 0,001) como para la profunda (ANOVA 1 vía; F = 7,86; p < 0,01).

Las diferencias entre zonas fueron del mismo tipo a lo largo de los tres muestreos (interacción Zona x Fecha: p = 0,529), lo que revela un comportamiento paralelo de los dos sistemas a lo largo del ciclo anual. El resto de los resultados son asimilables a los comentados más arriba, al hacer referencia a la riqueza por parcela, por lo que no se reincidirá en ellos.

4.3.3. Análisis taxonómico de los bancos de semillas

Se presenta a continuación una descripción taxonómica de las semillas germinadas en las muestras de banco de semillas de pastizales y matorrales, tanto por el valor informativo que reside en esta descripción, como para facilitar la comprensión de los siguientes apartados y capítulos. Parte de los datos son expuestos en el desarrollo del capítulo y parte se encuentran a disposición del lector en el Anexo 2.

4.3.3.1. Pastizales pastoreados

Las 88 especies identificadas en los tres bancos de semillas de los pastizales pastoreados pertenecían a 25 familias. Concretamente, en la primavera de 1996 se encontraron 64 especies de 20 familias; en el otoño de 1996, 75 especies de 22 familias y en la primavera de 1997, 60 especies de 20 familias.

Las familias mejor representadas (por número de especies) en el total de los tres muestreos fueron Leguminosas (12 especies) y Cariofiláceas (9 especies), especialmente en los dos bancos de primavera, a las que se unieron Gramíneas (11 especies) y Compuestas (12 especies) en el banco de otoño. En cuanto al número de semillas germinadas en las muestras, las familias mejor representadas fueron Gramíneas y Cariofiláceas. Las Crasuláceas, a pesar de su bajo número de especies (2) fueron la siguiente familia con más semillas germinadas, seguidas de Cistáceas (1 especie) y Rosáceas (1 especie) (figura 4.3).

Banco de Primavera 1996

En la primavera de 1996, fueron las cariofiláceas la familia más abundante en las muestras superficiales del banco (23%; figura 4.3.a), principalmente por la presencia de *Spergularia purpurea* y *Herniaria hirsuta*, con más de 1.500 y 1.300 semillas/m^2 respectivamente. Sin embargo, la especie más abundante fue una crasulácea, *Crassula tillaea*, con más de 2.200 sem/m^2, seguida de una rosácea, *Aphanes microcarpa*, con cerca de 1.900 sem/m^2. Destacó también la abundancia de una juncácea, *Juncus bufonius* (1.400 sem/m^2) y una leguminosa, *Trifolium glomeratum* (1.400 sem/m^2) (tabla 4.8).

Esto en lo referente a los datos de la parte superficial de la sonda (0-5 cm), porque en la parte profunda (5-10 cm) fueron las leguminosas la familia más abundante (43%;

figura 4.3.a), debido al aporte de *T. glomeratum* (620 sem/m^2), seguidas de las juncáceas (30%), con unas 590 sem/m^2 de *J. bufonius*. Aparte de estas especies, sólo destacaron por el número de semillas germinadas otras como *Biserrula pelecinus* (180 sem/m^2) y *Heliotropium europaeum* (175 sem/m^2) (tabla 4.8 y Anexo 2).

Tabla 4.8. Especies más abundantes en las muestras de banco de semillas de los pastizales pastoreados, en las tres fechas y las dos profundidades estudiadas. Se presentan en letra ***grande y negrita***, las especies con abundancias mayores de 5.000 sem/m^2; en ***negrita***, las especies con abundancias entre 1.500 y 5.000 sem/m^2; en *normal*, las especies con abundancias entre 1.000 y 1.500 sem/m^2 y en *pequeña*, las especies más abundantes, pero con menos de 1.000 sem/m^2.

PRIMAVERA 1996		OTOÑO 1996		PRIMAVERA 1997	
sonda alta	sonda baja	sonda alta	sonda baja	sonda alta	sonda baja
Crassula tillaea	*Trifolium glomeratum*	***Poa bulbosa***	*Aphanes microcarpa*	***Poa bulbosa***	*Tuberaria guttata*
Aphanes microcarpa	*Juncus bufonius*	***Tuberaria guttata***	*Crassula tillaea*	***Crassula tillaea***	*Trifolium glomeratum*
Spergularia purpurea	*Biserrula pelecinus*	***Crassula tillaea***	*Heliotropium europaeum*	***Spergularia purpurea***	*Juncus bufonius*
Juncus bufonius	*Heliotropium europaeum*	***Spergularia purpurea***	*Juncus bufonius*	*Herniaria hirsuta*	*Heliotropium europaeum*
Trifolium glomeratum	*Herniaria hirsuta*	***Aphanes microcarpa***	*Juncus capitatus*	*Tuberaria guttata*	*Crassula tillaea*
Herniaria hirsuta	*Trifolium arvense*	***Herniaria hirsuta***	*Poa bulbosa*	*Aphanes microcarpa*	*Spergularia purpurea*
Tuberaria guttata	*Juncus capitatus*	***Juncus bufonius***	*Scirpus setaceus*	*Juncus bufonius*	*Herniaria hirsuta*
Scirpus setaceus	*Spergularia purpurea*	***Juncus capitatus***	*Spergularia purpurea*	*Cerastium semidecandrum*	*Juncus capitatus*
Anagallis minima	*Aphanes microcarpa*	***Cerastium semidecandrum***	*Trifolium campestre*	*Trifolium glomeratum*	*Aphanes microcarpa*
Heliotropium europaeum	*Crassula tillaea*	*Anagallis minima*	*Trifolium glomeratum*	*Sedum caespitosum*	*Mibora minima*
			Tuberaria guttata		*Poa bulbosa*

Banco de Otoño 1996

En el otoño de 1996 fueron las gramíneas (37%, figura 4.3.b) la familia con más semillas germinadas en las muestras de la sonda alta, sobre todo por la extraordinaria abundancia de *Poa bulbosa*[1], que sobrepasó las 18.500 sem/m^2 (tabla 4.8).

[1] Este es un dato que debe ser matizado, ya que gran parte de las plántulas contabilizadas como germinaciones de esta gramínea se deben en realidad a regeneración vegetativa a partir de bulbos, que permanecen activos en el suelo durante largos periodos de tiempo. Se ha decidido incluir estos datos en

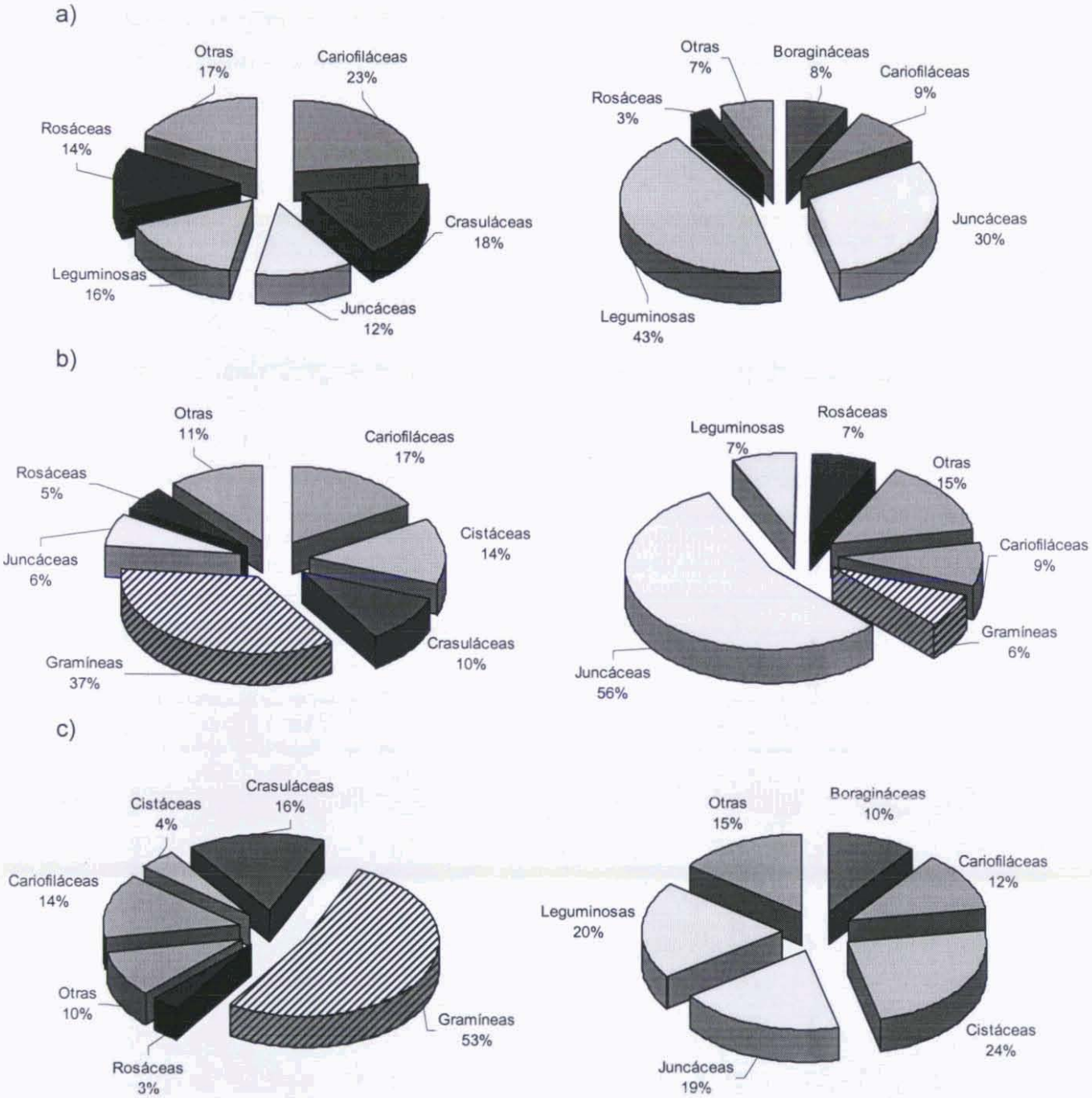


Figura 4.3. Composición taxonómica de las semillas germinadas en las muestras de banco de semillas de los pastizales pastoreados. La figura de la izquierda corresponde siempre a las muestras del segmento superficial de la sonda (0-5 cm) y la de la derecha al segmento profundo (5-10 cm). **a)** Banco de semilllas de primavera de 1996; **b)** ídem de otoño de 1996; **c)** ídem de primavera de 1997.

los análisis por dos razones: en primer lugar, por la dificultad que suponía la diferenciación de los dos tipos de plántulas, las procedentes de semillas y las que surgían a partir de un bulbo; además, estos bulbos forman parte, sin género de dudas, del banco de semillas *sensu lato*, en el que se integrarían todos aquellos propágulos que permiten la regeneración de la cobertura vegetal (Harper, 1977).

Tras esta exhuberancia de *P. bulbosa*, otras especies fueron también muy abundantes, como la cistácea *Tuberaria guttata* (más de 7.800 sem/m^2), la crasulácea *C. tillaea* (5.300 sem/m^2), cariofiláceas como *Spergularia purpurea*, *Herniaria. hirsuta* y *Cerastium semidecandrum* (3.900, 2.500 y 1.700 sem/m^2 respectivamente) o la rosácea *A. microcarpa* (3.100 sem/m^2). También destacaron dos juncáceas (*J. bufonius* y *J. capitatus*), con unas 1.800 sem/m^2 cada una (tabla 4.8).

En la sonda baja los números fueron muchos más modestos, similares a los del mismo segmento de las dos primaveras. La familia más abundante fue Juncáceas (56%, figura 4.3.b), sobre todo por la aportación de *J. bufonius* (920 sem/m^2) y *J. capitatus* (300 sem/m^2). Además de estas dos especies, sólo presentaron densidades de semillas relativamente altas *A. microcarpa* (160 sem/m^2, *S. purpurea* (110), *Scirpus setaceus* (110) y *Poa bulbosa* (110) (tabla 4.8 y Anexo 2).

Banco de Primavera 1997

El segundo banco de primavera muestreado mostró algunas diferencias aparentes con el primero. La familia más numerosa en las muestras superficiales de la primavera de 1997 fue en esta ocasión Gramíneas (53%, figura 4.3.c), con *Poa bulbosa* nuevamente como "especie estrella", con casi 14.000 sem/m^2. Si se exceptúa a esta gramínea (ver nota a pie anterior), sería nuevamente *Crassula tillaea* la especie más abundante (unas 4.050 sem/m^2), aunque con casi el doble de semillas que en el banco de primavera de 1996 (tabla 4.8).

Tras estas dos especies, aparecen dos cariofiláceas, *S. purpurea* y *H. hirsuta* (1.760 y 1.210 sem/m^2), una cistácea, *Tuberaria guttata* (1.200 sem/m^2), una rosácea, *A. microcarpa* (875), una juncácea, *J. bufonius* (550), otra cariofilácea, *Cerastium semidecandrum* (540), una leguminosa, *Trifolium glomeratum* (500) y otra crasulácea, *Sedum caespitosum* (440). En líneas generales, y salvo el caso comentado de *P. bulbosa*, el espectro de las especies más abundantes tiene ciertas semejanzas con el de la primavera anterior.

En cuanto al segmento más profundo de la muestra (5-10 cm), son las cistáceas la familia con mayor representación (24%, figura 4.3.c), debido al aporte de *T. guttata* (cerca de 300 sem/m^2), tras la que aparecen las leguminosas (20%), sobre todo por las semillas de *T. glomeratum* (más de 200 sem/m^2). Tras *J. bufonius* (180), frecuente en la mayoría de las muestras de todas las fechas, aparece otra especie "habitual" de la sonda baja en primavera: *Heliotropium europaeum* (125). El resto de las especies presenta densidades de semillas aún más bajas (Tabla 4.8 y Anexo 2).

4.3.3.2. Matorrales no pastoreados

En los tres muestreos de banco de semillas de los matorrales se determinaron 81 especies de 21 familias. Concretamente, en la primavera de 1996 se encontraron 56 especies de 18 familias, en el otoño de 1996 fueron 61 especies de 18 familias y en la primavera de 1997 fueron 64 especies de 18 familias (nótese que no siempre tienen por qué coincidir las familias).

Las familias mejor representadas (por número de especies) en el total de los tres muestreos fueron Gramíneas (16 especies), Leguminosas (9 especies) y Cariofiláceas (8 especies). En cuanto a número de semillas germinadas en las muestras, las familias mejor representadas fueron Campanuláceas y Gramíneas (figura 4.4).

Banco de Primavera 1996

En las muestras superficiales (0-5 cm) del banco de semillas de la primavera de 1996 fue Campanuláceas la familia mejor representada (55%; figura 4.4.a), debido a la abundancia de semillas de *Jasione montana* (más de 3.800 sem/m^2) y *Campanula lusitanica* (1.210 sem/m^2). La segunda familia más numerosa fue Leguminosas (10%), con *Anthyllis lotoides, Trifolium arvense* y *T. glomeratum* (245, 200 y 175 sem/m^2). También fueron abundantes otras especies como *Crassula tillaea* (620), *Tuberaria guttata* (515) y *Linaria spartea* (315) entre otras (tabla 4.9).

En el segmento profundo de la sonda (5-10 cm) volvieron a ser Campanuláceas la familia más abundante (28%; figura 4.4.a), con las mismas especies presentes en la sonda alta, pero con mucha menor densidad de semillas. Así, *J. montana* no llegó a las 72 sem/m^2, mientras que *C. lusitanica* superó ligeramente las 135 sem/m^2. La especie más abundante no fue ninguna de estas, sino una especies de Cariofiláceas no recogida en los muestreos de vegetación de los matorrales, *Corrigiola telephiifolia* (160 sem/m^2). Otras especies presentaron densidades bastante más bajas (Tabla 4.9 y Anexo 2).

Banco de Otoño 1996

AL igual que ocurrió en los pastizales, las muestras superficiales del banco del suelo del otoño de 1996 tuvieron como familia mejor representada a las Gramíneas (35%; figura 4.4.b), con varias especies muy abundantes, como *Poa bulbosa* (1.200 sem/m^2), *Vulpia muralis* (915), *Mibora minima* (450), *Corynephorus canescens* (375) o *Psilurus*

incurvus (240), entre otras. La especie más abundante, sin embargo, fue nuevamente una campanulácea, *J. montana* (1.900 sem/m^2), y la segunda una cistácea (12%), *T. guttata* (1400 sem/m^2) (tabla 4.9 y Anexo 2). *Lavandula stoechas*, con unas 850 sem/m^2 fue la quinta especie en abundancia del muestreo de otoño.

Tabla 4.9. Especies más abundantes en las muestras de banco de semillas de los matorrales, en las tres fechas y las dos profundidades estudiadas. Se presentan en letra ***grande y negrita***, las especies con abundancias mayores de 5.000 sem/m^2; en ***negrita***, las especies con abundancias entre 1.500 y 5.000 sem/m^2; en *normal*, las especies con abundancias entre 1.000 y 1.500 sem/m^2 y en *pequeña*, las especies más abundantes, pero con menos de 1.000 sem/m^2.

PRIMAVERA 1996		OTOÑO 1996		PRIMAVERA 1997	
sonda alta	sonda baja	sonda alta	sonda baja	sonda alta	sonda baja
Jasione montana	*Corrigiola telephiifolia*	***Jasione montana***	*Ornithopus compressus*	***Poa bulbosa***	*Corrigiola telephiifolia*
Campanula lusitanica	*Campanula lusitanica*	*Tuberaria guttata*	*Jasione montana*	*Jasione montana*	*Jasione montana*
Crassula tillaea	*Jasione montana*	*Poa bulbosa*	*Tuberaria guttata*	*Crassula tillaea*	*Ornithopus compressus*
Tuberaria guttata	*Juncus bufonius*	*Vulpia muralis*	*Campanula lusitanica*	*Lavandula stoechas*	*Campanula lusitanica*
Linaria spartea	*Trifolium arvense*	*Lavandula stoechas*	*Linaria spartea*	*Mibora minima*	*Tuberaria guttata*
Spergularia purpurea	*Trifolium glomeratum*	*Crassula tillaea*	*Spergularia purpurea*	*Tuberaria guttata*	*Trifolium campestre*
Anthyllis lotoides	*Anthyllis lotoides*	*Mibora minima*	*Rumex acetosella*	*Vulpia muralis*	*Juncus bufonius*
Legousia castellana	*Rumex papillaris*	*Corynephorus canescens*	*Vulpia muralis*	*Spergularia purpurea*	*Anthyllis lotoides*
Trifolium arvense	*Trifolium campestre*	*Campanula lusitanica*	*Coronilla minima*	*Dactylis glomerata*	*Coronilla minima*
Trifolium glomeratum	*Tuberaria guttata*	*Psilurus incurvus*	*Lavandula stoechas*	*Campanula lusitanica*	*Crassula tillaea*
		Trifolium campestre			*Lavandula stoechas*

La parte más profunda del banco de otoño presentó muy pocas semillas y muy repartidas entre varias especies. La familia más abundante fue Leguminosas (24%; figura 4.4.b), con *Ornithopus compressus* como especie más numerosa (apenas 70 sem/m^2). El resto de las semillas presentes en el banco estuvo muy repartido entre *J. montana* (60 sem/m^2), *T. guttata* (50), *C. lusitanica* o *Linaria spartea*, ambas con 40 semillas/m^2 (tabla 4.9 y Anexo 2). Se debe destacar también la presencia de unas 25 semillas por metro cuadrado de *Lavandula stoechas*. Estas especies eran características de los matorrales, y algunas, como *C. telephiifolia*, aparecieron más frecuentemente en la parte profunda de la sonda que en la superficial (Anexo 2).

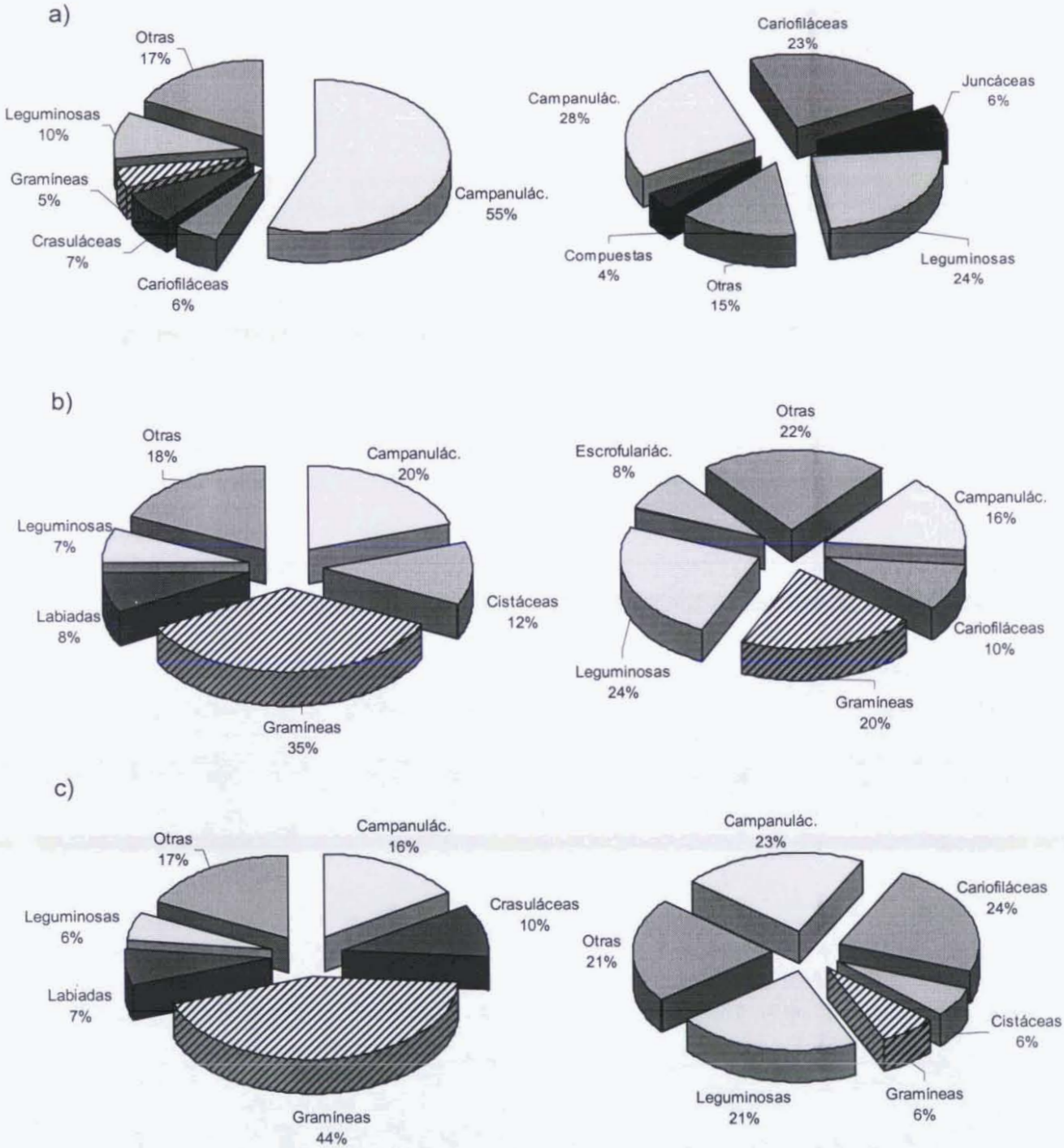


Figura 4.4. Composición taxonómica de las semillas germinadas en las muestras de banco de semillas de los matorrales. La figura de la izquierda corresponde siempre a las muestras del segmento superficial de la sonda (0-5 cm) y la de la derecha al segmento profundo (5-10 cm). **a)** Banco de semilllas de primavera de 1996; **b)** ídem de otoño de 1996; c) ídem de primavera de 1997.

Banco de Primavera 1997

En la segunda primavera muestreada en los matorrales hubo cambios respecto al banco de primavera del año anterior. Gramíneas fue la familia más abundante en el segmento superficial de la sonda (43%; figura 4.4.c), con *Poa bulbosa* como la especie más pródiga, con más de 2.400 sem/m^2, además de *Mibora minima* (610), *Vulpia muralis* (245) o *Dactylis glomerata* (215). La familia de las Campanuláceas fue la segunda en número de semillas germinadas (16%), destacando sobremanera *J. montana* (1.280 sem/m^2) y bastante detrás *C. lusitanica* (180 sem/m^2). Otras especies abundantes fueron *C. tillaea* (940 sem/m^2), *L. stoechas* (675), *T. guttata* (430) o *Spergularia purpurea* (230) (tabla 4.9. y Anexo 2).

La parte más profunda de la sonda ofreció como especie más abundante a la misma que en el banco de primavera de 1996, *Corrigiola telephiifolia* (180 sem/m^2), lo que contribuyó a que Cariofiláceas fuera la familia más numerosa (24%; figura 4.4.c), seguidas de cerca por Campanuláceas (23%), con, nuevamente, *J. montana* y *C. lusitanica* (125 y 55 sem/m^2, respectivamente). *Ornithopus compressus* también fue relativamente abundante con unas 80 sem/m^2.

4.3.3.3. Grupos taxonómicos

Con el fin de facilitar la interpretación de los resultados presentados anteriormente, se ha realizado una síntesis por grupos taxonómicos, para cada fecha de muestreo y segmento de profundidad, en los dos sistemas en estudio. Como se puede apreciar en la figura 4.5.a, el grupo taxonómico que aportó más semillas a la parte superficial de los bancos del suelo, tanto en los pastizales como en los matorrales, fue el de Otras Dicotiledóneas. Los muestreos de otoño de ambos sistemas ofrecieron un gran aporte del grupo Gramíneas. Este más que notable incremento se refleja asimismo durante la siguiente temporada de muestreo, la primavera de 1997, en la que Gramíneas volvió a ser uno de los grupos más profusamente representados en los dos sistemas, aunque en especial en los pastizales. Tanto las Leguminosas como el grupo Otras Monocotiledóneas no presentaron abundancias muy altas en la parte superficial del banco.

En la parte profunda, sin embargo, Leguminosas y Otras Monocotiledóneas fueron grupos muy importantes, especialmente en los pastizales, aunque los matorrales también presentaron porcentajes de estos dos grupos mayores que en la parte

superficial del banco (figura 4.5.b). En este sistema, el grupo Otras Dicotiledóneas fue el más abundante en todos los muestreos efectuados.

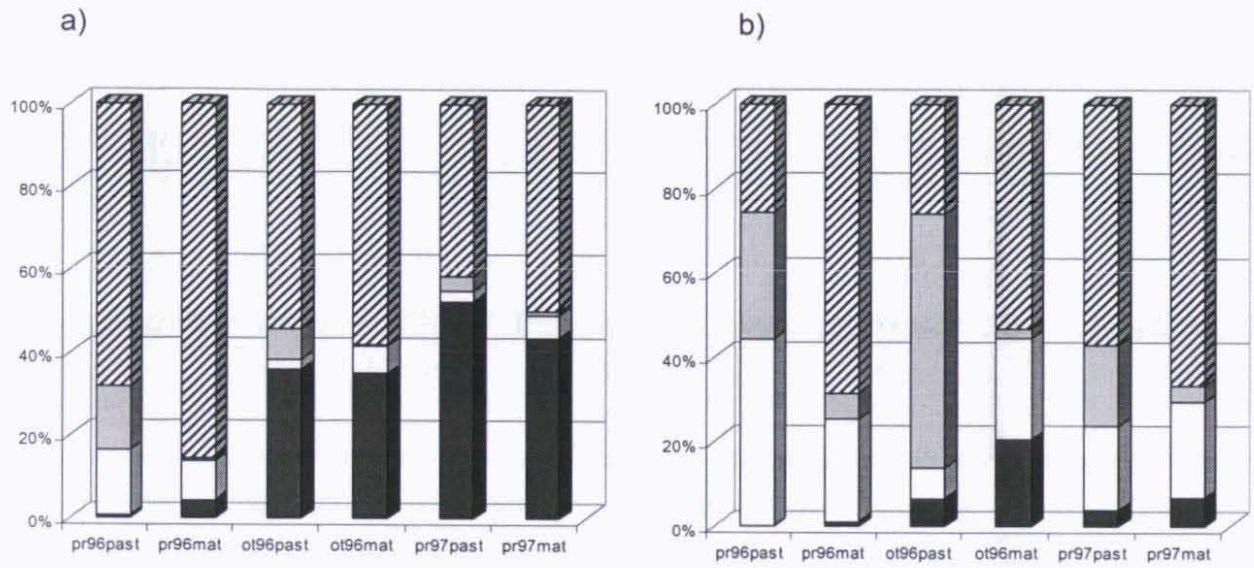


Figura 4.5. Porcentaje sobre el total de la densidad de semillas por grupo taxonómico llegadas a: **a)** segmento superficial (0-5 cm) y **b)** segmento profundo (5-10 cm) de las muestras de arena estéril en los tres muestreos y las dos zonas estudiadas.
Clave del eje de categorías: primero se indica la temporada (pr = primavera; ot = otoño), seguido del año de muestreo (96 o 97) y el sistema (past = pastizales; mat = matorrales). Clave del eje de valores: Negro = Gramíneas; Blanco = Leguminosas; Gris = Otras Moncotiledóneas; Rayado = Otras Dicotiledóneas.

Aunque en el capítulo siguiente se realiza una exploración de la persistencia de las especies y también por grupos taxonómicos, en este momento debe hacerse una observación de los altos porcentajes de Leguminosas y Otras Monocotiledóneas (esencialmente especies del género *Juncus*) que aparecieron en la sonda profunda del banco.

4.3.3.4. Especies anuales, especies perennes

La proporción de especies anuales frente a especies perennes en las dos profundidades se puede contemplar en las figuras 4.6 y 4.7.

La aportación de las especies perennes en los pastizales fue de escasa importancia, con la importante excepción de las germinaciones/bulbos de *Poa bulbosa*. Su ausencia de las muestras de la primavera de 1996 hizo que la relación anuales-perennes sea completamente distinta que en el resto de fechas ya que, hecha la

salvedad de esta gramínea, la aportación del resto de especies perennes en los sistemas pastoreados fue apenas testimonial (un total de 10 especies con 35 semillas en el total de los muestreos; figura 4.6.a). En los matorrales, por el contrario, las especies perennes (incluyendo las bianuales) aportaron alrededor del 55% (figura 4.6.b) en cada fecha de muestreo (10 especies con 1.697 semillas en el total de los muestreos).

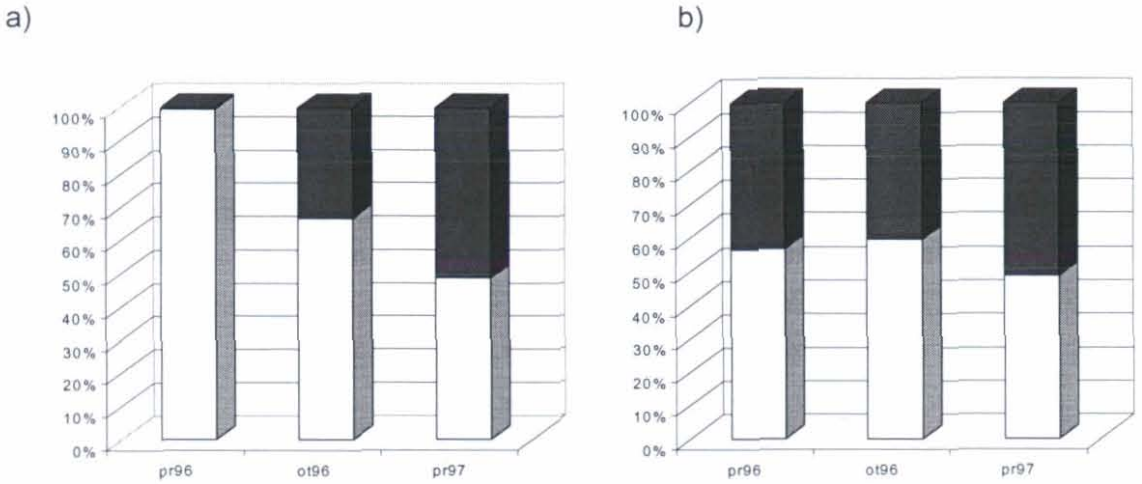


Figura 4.6. Porcentaje sobre el total de semillas germinadas en las muestras superficiales (0-5 cm) de banco de semillas, de especies anuales (blanco) y perennes (negro), para **a)** pastizales pastoreados y **b)** matorrales sin pastoreo.

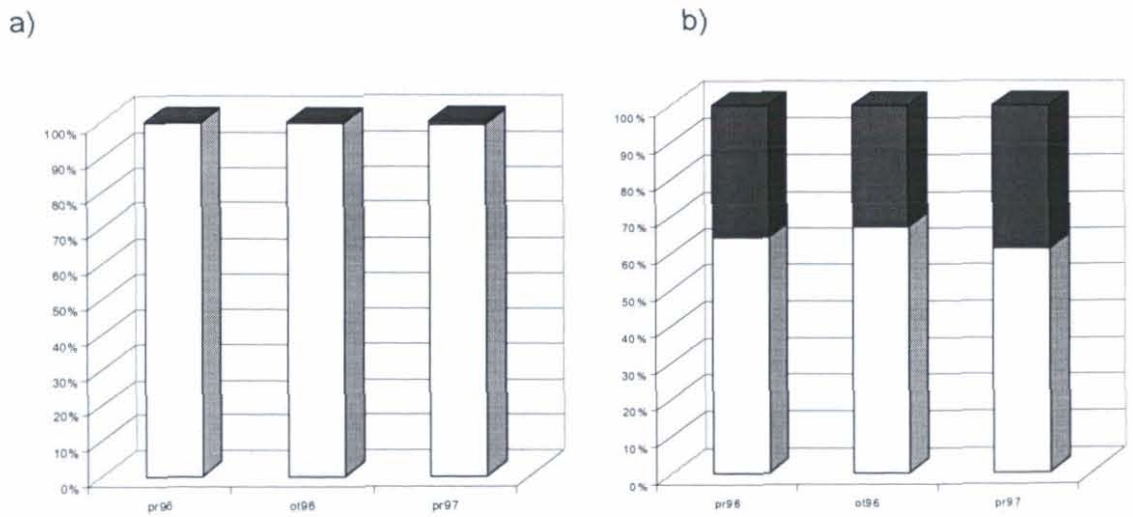


Figura 4.7. Porcentaje sobre el total de semillas germinadas en las muestras profundas (5-10 cm) de banco de semillas de especies anuales (blanco) y perennes (negro), para **a)** pastizales pastoreados y **b)** matorrales sin pastoreo.

4.3.4. Similitud de la composición florística de los bancos de semillas del suelo

Con los datos de presencia-ausencia por parcela y por segmento de la sonda se efectuó un Escalado Multidimensional, a partir de una matriz de similitud de Jaccard. Para facilitar la comprensión de la representación gráfica, se han expuesto únicamente los centroides de las parcelas, para una misma fecha y sistema.

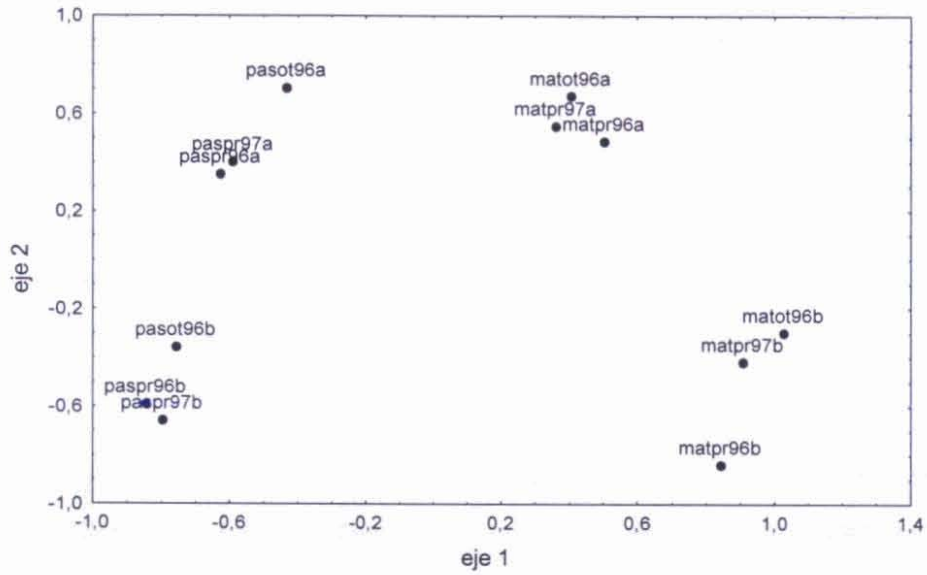


Figura 4.8. Representación gráfica de los centroides de los resultados del Escalado Multidimensional efectuado a partir de la matriz de similitud de Jaccard, para los datos de presencia-ausencia por parcela (sonda alta y sonda baja). Las primeras letras indican el sistema (pas = pastizales pastoreados; mat = matorrales sin pastoreo). A continuación se indica la fecha de muetreo (pr96 = primavera de 1996; ot96 = otoño de 1996; pr97 = primavera de 1997). La última letra indica la parte superficial del banco (a) o la parte profunda (b). Proporción de varianza del análisis original = 0,819.

Como se puede comprobar, existe una clara separación en distintos subespacios, que diferencian a los sistemas pastoreados de los no pastoreados y a los segmentos superficiales de los profundos. La similitud media fue bastante baja en todos los casos, no superando valores del índice de Jaccard de 0,424, para el parecido entre las sondas superficiales de los sistemas no pastoreados.

El análisis realizado a partir de los valores de similitud dentro de fechas y de cada sistema, para comprobar si existían diferencias entre sistemas en su similitud interna se presenta en la tabla 4.11.

En dicha tabla se puede observar que el factor zona presentó diferencias significativas, presentando valores mayores en los pastizales pastoreados. La parte superficial del banco mostró una similitud significativamente superior a la parte profunda. La interacción existente entre el factor Zona y la Profundidad describió la relación entre sistemas (figura 4.9). Los pastizales mostraron una similitud interna significativamente más alta al comparar las partes profundas del banco del suelo (comparaciones planificadas; ANOVA 1 vía; $F = 18,18$; $p < 0,0001$; figura 4.9.b), mientras que la similitud de los segmentos superficiales no presentó diferencias entre sistemas (comparaciones planificadas; ANOVA 1 vía; $F = 0,047$; $p = 0,830$; figura 4.9.a).

Tabla 4.11. ANOVA de medidas repetidas del efecto zona, fecha de muestreo e interacción sobre la similitud interna de cada sistema (entre parcelas, para una misma fecha).

	g.l.	M.C.	F	p
Zona	1	0,073	9,697	**0,003**
Fecha	2	0,005	0,619	0,542
Profundidad	1	0,035	84,617	**0,000**
Zona x Fecha	2	0,002	0,205	0,815
Zona x Profundidad	1	0,082	20,169	**0,000**
Fecha x Profundidad	2	0,007	1,760	0,182
Zona x Fecha x Profundidad	2	0,000	0,087	0,917

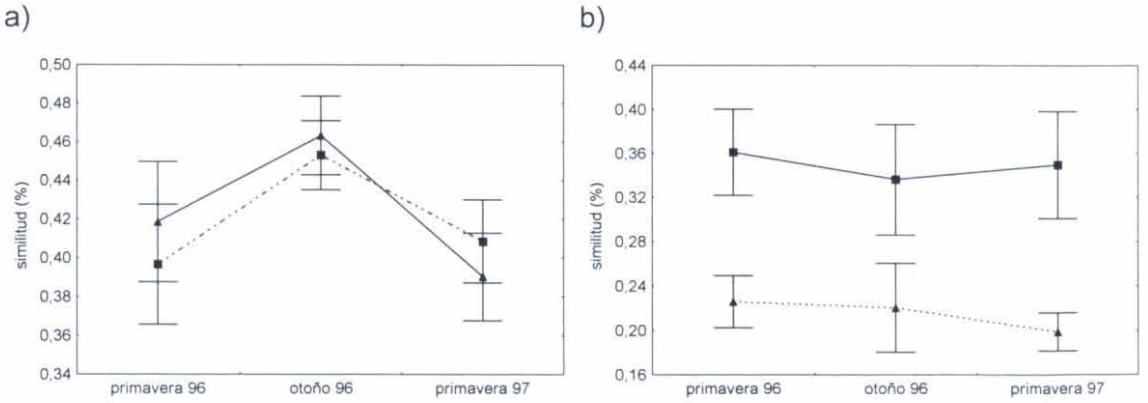


Figura 4.9. Similitud media (± error típico), calculada mediante el índice de Jaccard, por fecha y sistema (cuadrado = pastizales pastoreados; triángulo = matorrales sin pastoreo). **a)** Datos correspondientes a la sonda alta (0-5 cm). **b)** Datos correspondientes a la sonda baja (5-10 cm). Nótense las diferentes escalas de cada gráfico.

El mismo análisis se efectuó con los índices de correlación de Spearman, con resultados idénticos a los ya expuestos, por lo que no se hará más énfasis en ellos.

4.4. Discusión

Con los resultados expuestos anteriormente se puede responder de una manera bastante precisa a las preguntas que se planteaban al inicio del capítulo. Por una parte, se ha realizado una descripción de la estructura y composición de los bancos de semillas de los dos sistemas en estudio: número de semillas presentes, riqueza de especies y análisis taxonómico, detallando las diferencias dentro de sistemas y entre ellos. Por otro lado, se ha analizado la variabilidad estacional de los bancos en las dos zonas, lo que servirá como introducción al capítulo siguiente, centrado en el funcionamiento de los bancos y en las relaciones con la vegetación.

4.4.1. ¿Cuántas semillas y especies se encuentran en los bancos del suelo?

Los pastizales pastoreados presentaron una densidad máxima de semillas de 56.611 sem/m^2 y los matorrales de 11.440 sem/m^2 (posteriormente se realizará una valoración de las diferencias encontradas entre sistemas). En ambos casos se trata de densidades muy altas y sólo comparables con trabajos efectuados en zonas similares del área mediterránea. Ortega *et al.* (1997) encontraron densidades espectaculares de hasta 127.000 semillas/m^2 en pastizales pastoreados del centro peninsular (640 m de altura) muestreados en otoño, y tan sólo algo menores a una altitud semejante a la del trabajo que aquí se presenta. Los muestreos de primavera de los autores antes mencionados (con densidades máximas de 30.000 sem/m^2) se ajustan más a las 27.342 sem/m^2 encontradas en el muestreo de los pastizales en la primavera de 1997 de este trabajo.

Russi *et al.* (1992) encontraron densidades de hasta 41.630 sem/m^2 en un área de características mediterráneas de Israel. Holzapfel *et al.* (1993), también en Israel, detectaron algo más de 19.000 sem/m^2. En California, Young *et al.* (1981) encontraron densidades de entre 15.300 y 270.000 sem/m^2, mientras que Bartolome (1979) no superó las 67.000 sem/m^2. También en California, Marañón y Bartolome (1989), estudiando el banco del suelo de pastizales abiertos frente a pastizales bajo cubierta forestal, encontraron densidades máximas de 40.730 sem/m^2. En un trabajo similar, anterior, en pastizales de dehesas en Sierra Morena, Marañón (1985a) encontró densidades que oscilaban entre las 30.800 y las 49.500 sem/m^2. Marañón (1998), en

pastizales de anuales de Doñana, encontró una media de 49.110 sem/m^2, en muestreos efectuados en otoño.

A partir de aquí, la mayoría de los trabajos se refieren a pastizales de zonas con clima templado húmedo, donde los bancos de semillas descritos tienen tamaños mucho menores (p.e.: Rabinowitz, 1981, 6.368 sem/m^2 en Missouri, E.E.U.U.; Dutoit y Alard, 1995, 5.252 sem/m^2 en Rouen, Francia; Thompson *et al.*, 1994, 6.543 sem/m^2 en Devon, Inglaterra), o a pastizales bajo bosques o en el borde de ellos (Kalamees y Zobel, 1997, 4.125 sem/m^2, en Estonia; Jankowska-Blaszczuk *et al.*, 1998, 2412 sem/m^2, en Polonia). Tan sólo las investigaciones relacionadas con los bancos de semillas de malas hierbas en cultivos alcanzan mayores magnitudes (Schweizer y Zimdahl, 1984, en Cavers y Benoit, 1989, hasta 130.300 sem/m^2, en E.E.U.U.; Dessaint *et al.*, 1997, 22.600 sem/m^2, en Dijon, Francia; Kirkham y Kent, 1997, 21.553 sem/m^2, en Somerset, Inglaterra). Esto en lo relativo a tamaños totales del banco de semillas, ya que se han documentado casos particulares de densidades extraordinariamente superiores, como *Spergularia marina* (488.708 sem/m^2), *Lythrum salicaria* (410.000 sem/m^2) o ya más modestamente, *Stellaria uliginosa* (46.433 sem/m^2) (referencias en Thompson *et al.*, 1997). Por supuesto, el número de estos trabajos es enorme y no se pretende efectuar una comparación exhaustiva, que se complicaría por las diferentes metodologías utilizadas, sino simplemente extraer algunas de las cifras más significativas.

Aunque el banco de semillas de los matorrales ofrece una cifras menores que el de los pastizales, el máximo de 11.440 sem/m^2 debe ser destacado también. Existen pocas referencias de banco de semillas de matorrales en clima mediterráneo, excepto los de California, y gran parte de los trabajos se han centrado en una especie en concreto. Parker y Kelly (1989) en una revisión de bancos de semillas de matorrales en áreas mediterráneas citan trabajos en Australia, con densidades de entre 667 y 35.855 sem/m^2, en donde la mayor parte de las semillas pertenecían a especies herbáceas (ver referencias en Parker y Kelly, 1989). En un punto intermedio (alrededor de 5.200 sem/m^2) se encuentran los valores encontrados por Dutoit y Alard (1995) en comunidades abandonadas del uso ganadero, en el Norte de Francia. García-Fayos *et al.* (1995), en matorrales de laderas semiáridas del sureste peninsular no superaban las 280 sem/m^2. En el mismo orden de magnitud se encuentran las 377 sem/m^2 en un pastizal abandonado del pastoreo de Inglaterra (Donelan y Thompson, 1980).

En todos los casos, como los documentados más arriba, la comparación entre los datos debe realizarse con suma precaución, ya que cada trabajo utilizó una técnica de muestreo distinta (profundidad de las muestras, superficie de la sonda, método de

extracción de las semillas, etc.), y las cifras ofrecidas deben tomarse como meramente indicativas.

La importancia de los bancos de semillas no sólo radica en la cantidad de semillas que presentan, sino en el número de especies que se encuentran en ellos. En el caso que aquí se presenta los bancos de semillas mostraron una riqueza considerable, entre el 70% y el 76% del *pool* local de especies, definido como las especies encontradas en la vegetación más el banco del suelo de cada sistema (Pärtel *et al.*, 1996; Zobel *et al.*, 1998). En pocas palabras, el banco de semillas albergó tres cuartas partes del total de especies que pueden encontrarse en el conjunto de la comunidad. Por supuesto, unas pocas especies fueron extraordinariamente abundantes, mientras que otras muchas aparecieron en cantidades menores, pero el hecho mismo de su existencia en el banco aporta un elemento adicional de riqueza genética (Levin, 1990), además de aumentar la probabilidad de respuesta de la comunidad ante sucesos impredecibles (Venable, 1989). A esto se suma el hecho de que un número nada despreciable de especies fueron encontradas exclusivamente en el banco de semillas (10 en los pastizales, 11 en los matorrales), por lo que se trata, previsiblemente, de especies que pueden persistir viables en el suelo durante largos periodos de tiempo (entre otros, Thompson *et al.*, 1997). El mismo razonamiento, pero a la inversa, se puede hacer con las especies que fueron detectadas en la vegetación y no en el banco (29 en los pastizales y 39 en los matorrales), que mostrarían un carácter eminentemente transitorio. Sobre este asunto y otros relacionados con la persistencia de las especies se tratará profusamente en el capítulo siguiente.

4.4.2. Las semillas están en el suelo, pero... ¿dónde?

Efectivamente, los bancos de semillas que se han analizado tienen un alto número de semillas y especies; es decir, teóricamente existe un gran conjunto de especies que podrían germinar en un momento determinado (cuando encuentren las condiciones adecuadas para ello) y formar parte de la vegetación establecida de la siguiente temporada. Sin embargo, esto no es exacto, ya que una parte de estas semillas se encontraron por debajo de los primeros 5 cm, lo que puede impedir a muchas especies la germinación directa desde esa profundidad (J. Traba y F. Martín Azcárate, datos sin publicar).

En el caso que aquí se presenta, la parte superficial del banco (0-5 cm) tuvo densidades de semillas superiores al 90% del total, en los dos sistemas y en todas las fechas, excepto en un único caso (el banco de primavera de 1996 de los pastizales,

cuya sonda superficial presentó el 85% de las semillas). Frecuentemente se ha documentado el descenso brusco de la densidad de semillas según aumenta la profundidad del suelo (Milton, 1939; Roberts, 1981; Kemp, 1989; Pickett y McDonnel, 1989; Hutchings y Booth, 1996; McDonald *et al.*, 1996). La máxima densidad de semillas se ha encontrado cerca de la superficie (p.e., en los primeros 5 cm: McDonald *et al.*, 1996; en los primeros 3 cm: Russi *et al.*, 1992; en los primeros 2 cm: Bakker *et al.*, 1991; O'Connor y Pickett, 1992; en el primer centímetro: Young *et al.*, 1981).

La densidad de semillas de la fracción profunda fue estable a lo largo del ciclo anual estudiado, por lo que, aparentemente, se vio poco afectada por la producción de semillas (especialmente en los matorrales) y fue la parte superficial de la sonda la que recibió la recarga principal. La variabilidad temporal será discutida con detalle posteriormente, pero en este punto debe destacarse que el mecanismo de enterramiento de las semillas tiene que ser forzosamente lento, ya que tras los procesos de entrada de semillas (mostrados por el incremento total de semillas del banco de otoño) no se apreciaron variaciones en la densidad de semillas de la fracción profunda. Otra razón de esa ausencia de variabilidad estacional de la fracción profunda podría deberse a que gran parte de las semillas depositadas en el suelo durante la época de producción presentaran características transitorias, lo que impediría mantener la viabilidad durante el tiempo necesario para el enterramiento (Roberts, 1981; Hutchings y Booth, 1996).

Esta consideración se ve reforzada por los datos de la riqueza de especies. Mientras que la parte superficial de la sonda también sufrió variación estacional del número de especies, la parte más profunda no mostró cambios en la riqueza, además de tener un número significativamente menor. Las especies que se encuentran en la parte inferior de las sondas deben presentar un comportamiento persistente (Thompson *et al.*, 1997), y especialmente aquellas especies que fueron detectadas únicamente en profundidad y no en superficie. En el caso de los pastizales, 2 especies aparecieron sólo en la parte profunda del banco del suelo (*Cerastium gracile* y *Trifolium smyrnaeum*); los matorrales presentaron tres especies con estas características (*Chondrilla juncea, Rumex papillaris* y *Spergula pentandra*). En todos los casos se trató de especies con abundancias extremadamente bajas en el banco, y todas, excepto *C. gracile*, estuvieron ausentes o con frecuencia de aparición menor del 7% en la vegetación. Quizás esto refuerce el hecho de considerar a estas especies de tipo persistente. Como ya se ha comentado, en el capítulo siguiente se podrá examinar este asunto con más atención.

El proceso de enterramiento de las semillas está en relación con múltiples aspectos: la textura y la estructura del suelo (Coffin y Lauenroth, 1989; Chambers y MacMahon, 1994), la lluvia (Chambers y MacMahon, 1994), la acción de gusanos y orugas (Thompson *et al.,* 1994; Willems y Huijsmans, 1994), las perturbaciones ocasionadas por animales (Harper, 1977; Chambers y MacMahon, 1994) y la roturación (Baker, 1989) son algunos de ellos. Pero estos mismos procesos son los que pueden facilitar el tránsito de una semilla de profundidad a superficie y permitir su germinación. Aunque hay ciertas evidencias de que las semillas que se encuentran en capas profundas del suelo son más viejas que aquellas que se encuentran en capas superficiales (Bakker *et al.*, 1991; Thompson *et al.,* 1997), es de suponer que, en ambientes sometidos a frecuentes perturbaciones, como podrían ser los pastizales, el intercambio de semillas entre capas profundas y superficiales sea más elevado que en ambientes más estables, como podrían ser los matorrales, donde no existe prácticamente tránsito de grandes animales. Siguiendo este razonamiento, y suponiendo que el diseño muestral fuera adecuado para recoger la variabilidad presente en las capas profundas del suelo, la similitud entre las muestras del segmento profundo debería ser más elevada en los sistemas más estables. Los resultados sin embargo, parecen contradecir esta hipótesis, ya que los valores de similitud cualitativa fueron bajos en los dos sistemas, e incluso ligeramente más altos en los pastizales (0,349 frente a 0,215 en los matorrales). El proceso de enterramiento, como se ha comentado más arriba, es complejo y puede depender de múltiples factores. La conjunción de todos estos factores no tiene por qué ser espacial y/o temporalmente homogénea, ni siquiera para la misma especie, por lo que la probabilidad de enterramiento de esa especie será distinta según el lugar y/o el momento en el que se encuentre. Por otro lado, el bajo número de semillas encontradas hace descender la probabilidad de encontrar una especie. Estos dos factores unidos podrían explicar la escasa similitud intermuestral, a pesar de la aparición recurrente de algunas especies en la parte profunda del suelo (p.e. *Trifolium glomeratum, Juncus bufonius* y *Heliotropium europaeum* en los pastizales; *Corrigiola telephiifolia, Campanula lusitanica* y *Jasione montana* en los matorrales).

El banco de semillas más profundo, y la consiguiente consideración de persistentes a las especies que en él se encuentran (Thompson *et al.*, 1997), se ha aceptado como elemento útil en la conservación y restauración de comunidades vegetales (Major y Pyott, 1996; Bakker *et al.*, 1991). También en posteriores capítulos se ahondará en este asunto, aunque por ahora, tomando en cuenta los datos de la fracción más profunda, que tienen una representación limitada de especies características de otros sistemas, se puede intuir una baja posibilidad de restauración de comunidades vegetales diferentes a la actual, a partir del banco de semillas.

4.4.3. ¿Qué diferencias existen entre los pastizales y los matorrales?

A lo largo de la discusión previa se han ido introduciendo ya algunas de las diferencias que existen entre pastizales y matorrales. Los pastizales presentaron una densidad de semillas significativamente superior a los matorrales en todos los muestreos y en las dos profundidades estudiadas, excepto en el caso de la primavera de 1996. Por supuesto, esta no es la primera ocasión en la que se encuentran diferencias entre sistemas con distinto uso, aunque la literatura es algo contradictoria al respecto. Varios autores han encontrado densidades de semillas en el suelo de zonas pastoreadas superiores a las de zonas no pastoreadas o con muy bajo pastoreo (Major y Pyott, 1966; Harper, 1977; Donelan y Thompson, 1980; Russi *et al.*, 1992; Bakker *et al.*, 1996a). También se ha documentado el caso contrario (Bertiller, 1992; Pierce y Cowling, 1991; Milberg, 1995; Jutila Erkkilä, 1998), e incluso la ausencia de diferencias significativas (Milchunas *et al.*, 1993). Otros trabajos han demostrado que la variabilidad en la respuesta del banco de semillas al pastoreo está en función de la comunidad vegetal en la que se encuentra (Ortega, 1994; Ortega *et al.*, 1997) y en la respuesta diferencial de las especies (Traba *et al.*, 1996).

El pastoreo puede favorecer, al nivel de análisis de la comunidad vegetal, la presencia de especies anuales, con semillas pequeñas y numerosas, frente a la dominancia de especies perennes, con semillas grandes y más escasas, que se observa en zonas desprovistas de la presión del ganado (McIntyre *et al.* 1995; Noy-Meir, 1998). En pastizales mediterráneos de anuales, el pastoreo equilibrado, con una carga ganadera acorde con las características del terreno y que efectúe un reparto homogéneo del consumo y de las deposiciones del ganado puede incrementar la producción de semillas de las plantas (Russi *et al.*, 1992; Briske y Noy-Meir, 1998).

La razón de una mayor densidad de semillas en zonas pastoreadas también ha sido discutida frecuentemente desde la perspectiva de la especie. Las propuestas de una mayor producción de frutos y semillas, o sobrecompensación, producto del consumo por el ganado (la ventaja de ser comido) (ver p.e.: Owen, 1980; Owen y Wiegert, 1981, 1982; Paige y Whitman, 1987) han sido ampliamente rebatidas (entre otros, Herrera, 1982; Belsky, 1986). Maschinski y Whitman (1989) concluyeron su estudio mostrando que la respuesta de las plantas a la herbivoría es plástica y varía en relación con otros factores, como la competencia, la disponibilidad de nutrientes o el momento en que se produce el consumo por el herbívoro.

La presencia de especies perennes en el banco del suelo de los matorrales sin pastoreo de este trabajo fue algo más elevada que en los pastizales pastoreados. Las diferencias apenas se manifestaron en la vegetación (21 especies perennes en los matorrales frente a las 16 de los pastizales, capítulo 3 de este volumen), pero en el banco de semillas, los aportes de las especies perennes superaron el 55% de los propágulos presentes en el suelo. En los pastizales pastoreados fueron las herbáceas anuales las que aportaron la mayor cantidad de semillas al banco del suelo, especies de gran capacidad productiva y que producen bancos de semillas de gran tamaño (con la excepción de *Poa bulbosa*). La escasa contribución de las especies perennes a los bancos de semillas del suelo en pastizales ha sido documentada anteriormente (Milton, 1939; Major y Pyott, 1966; Thompson, 1978; Ortega, 1994).

Otros factores podrían influir en estas diferentes densidades de semillas entre pastizales y matorrales. La densidad del banco del suelo, especialmente en el muestreo de otoño, depende en gran medida de la producción de semillas de la temporada previa (Simpson *et al.,* 1989). Casi la totalidad de las especies comunes a los dos sistemas fueron dicotiledóneas herbáceas anuales; la gran mayoría de ellas presentaron una menor densidad de semillas en el banco de los matorrales, lo que podría estar relacionado directamente con la abundancia de estas especies en la vegetación: a menor densidad de plantas, menor densidad de semillas (Harper, 1977; Louda, 1989; Morgan, 1999). Thompson (1978) sugirió que el banco de semillas sería de mayor tamaño en zonas sometidas a perturbaciones, como serían los pastizales en el caso que aquí se presenta, lo que está de acuerdo con los postulados de Harper (1977), acerca de la alta densidad de semillas en zonas sometidas a perturbaciones periódicas.

En cuanto a las especies que presentaron diferencias significativas en la agregación de sus semillas, todas ellas estuvieron más agregadas en los pastizales pastoreados. En especies anuales, las semillas están generalmente agregadas alrededor de la planta madre (Major y Pyott, 1966; Dessaint *et al.*, 1991). Según han mostrado algunos autores (ver p.e. Bigwood y Inouye, 1988; Benoit *et al.*, 1989), las especies con densidades bajas en la vegetación tendrían patrones agregados o al azar, mientras que las especies con densidades más altas presentarían siempre distribuciones agregadas (lo que ocurre con las especies dominantes). Esto ha podido ser contrastado para *Crassula tillaea*, *Aphanes microcarpa* y *Spergularia purpurea*, muy abundantes en el banco de semillas y en la vegetación de los pastizales, y con distribuciones más agregadas de sus semillas en los pastizales.

A pesar de su mayor densidad de semillas, los pastizales no mostraron una mayor riqueza de especies que los matorrales, al menos a las escalas mayores. La riqueza total fue muy similar, sólo algo mayor en los pastizales (88 especies frente a 81). La riqueza a escala de parcela tampoco mostró diferencias significativas. Al descender en la escala y analizar la densidad media de especies/unidad muestral, los pastizales presentaron números de especies significativamente superiores a los matorrales, aunque esta diferencia fue debida principalmente al efecto del banco de otoño.

El comportamiento detectado en la riqueza de especies de los bancos de semillas es paralelo al que mostró la vegetación (ver capítulo 3). Los dos sistemas en estudio fueron altamente heterogéneos, con una similitud media intramuestral de aproximadamente 0,420 para las especies presentes en la parte superficial del suelo, y menor aún para las presentes en la parte profunda. Los bancos de los matorrales mostraron una alta riqueza a escala de comunidad, al igual que la vegetación, aunque el empobrecimiento que se aprecia a la escala más pequeña podría indicar un reparto menos homogéneo de las semillas presentes en el suelo, debido, entre otras causas, y en ausencia del ganado, a factores de dispersión secundaria, como el viento y el agua, que actuarían más intensamente en los espacios entre matas (Chambers y MacMahon, 1994). Los pastizales, con mucha mayor densidad de semillas por sonda, ofrecerían una probabilidad mayor de recoger más especies en cada unidad muestral (Davies y Waite, 1998). En los muestreos de primavera, cuando desciende el número de semillas por sonda en los dos sistemas, declinaría a la par la probabilidad de encontrar especies hasta igualarse estadísticamente.

Sin embargo, y a pesar de ser plausible esta interpretación, podrían existir además otros procesos subyacentes que explicaran la baja riqueza a pequeña escala de los matorrales. En primer lugar, y como ya se ha expuesto en el capítulo 3, los datos de la vegetación también mostraron menor densidad de especies a pequeña escala en los matorrales. Esto implica que el espectro florístico que aportaría semillas a su alrededor sería más restringido, por lo que no sería raro encontrar menos especies por sonda en el banco. En este sentido se han expresado algunos autores (Milberg y Hansson, 1994; Bakker *et al.*, 1996a) y lo han explicado en función de la alta heterogeneidad y baja densidad de la vegetación en zonas no pastoreadas, lo que generaría una distribución espacial en parches diferentes entre sí. Claro que, si existieran mecanismos eficaces de transporte o dispersión de semillas, el banco presentaría una mayor homogeneidad. Si esta teoría fuera cierta se podría intuir una fragmentación de las poblaciones de los matorrales, mientras que los pastizales mostrarían una mayor homogeneización de la cobertura vegetal y de los bancos de semillas, producto de, bien un mayor número de vectores de dispersión, o bien de una mejor eficacia de esos

vectores. La significativamente mayor similitud que mostraron las sondas profundas de los pastizales podría mostrar una tendencia en esta dirección.

Por otro lado, la similitud de la composición florística entre pastizales y matorrales fue muy baja (0,266 para la parte superficial del suelo, 0,129 para la parte profunda), a pesar de que un alto número de especies (50) estaban presentes en las dos zonas. Davies y Waite (1998) también encontraron que un número muy limitado de especies de pastizal persistían en el suelo tras la invasión del matorral.

Nuevamente, una explicación basada en deficiencias en los mecanismos de transporte de semillas puede ser utilizada aquí. Si los vectores de dispersión permitieran la conexión eficaz entre sistemas, deberían encontrarse más especies y semillas características de un sistema en el otro, así como una mayor similitud entre pastizales y matorrales.

4.4.4. ¿Cómo varían estacionalmente los bancos de semillas?

Los pastizales mostraron una marcada fluctuación estacional, tanto en la densidad de semillas como en la riqueza de especies, con máximos en otoño y mínimos en primavera, resultados acordes con los de otros trabajos en pastizales de anuales (Bartolome, 1979; Young *et al.*, 1981; Marañón, 1985a; Russi *et al.,* 1992; Ortega, 1994; Ortega *et al.,* 1997). Se trata de un ciclo típico de este tipo de sistemas y que se relaciona con la acumulación de semillas en el suelo tras la temporada de producción, a lo que sigue un vaciado del banco del suelo provocado por la característica explosión germinativa de estas comunidades durante el otoño, tras las primeras lluvias (Bartolome, 1979; Espigares y Peco, 1993). Las diferencias que presentaron en densidad de semillas los dos muestreos de primavera, con máximos para la primavera de 1997, podrían deberse a una alta producción de semillas durante el año 1996, en comparación con los años inmediatamente anteriores, más secos. Sin embargo, y como se comenta algo más abajo, la variación en la densidad total de semillas entre los bancos de primavera de los pastizales podría deberse a la ausencia de un única especie, *Poa bulbosa*, que no fue detectada en los muestreos de la primavera de 1996.

Los matorrales, por el contrario, mantuvieron un comportamiento estable a lo largo del ciclo anual estudiado, sin grandes fluctuaciones ni en la densidad de semillas ni en la riqueza de especies. A pesar de su también alto número de especies anuales, la estructura de la vegetación y de los bancos de semillas está dominada por especies

perennes, en las cuales la variación estacional es menos intensa (Ortega *et al.*, 1997). Russi *et al.* (1992) también encontraron una marcada fluctuación estacional en sistemas sometidos a presión ganadera, frente a bancos del suelo más estáticos en zonas con menor presión de pastoreo.

En los sistemas no pastoreados pueden conjugarse varios fenómenos que, caso de presentarse aislados o en conjunto, serían importantes para la dinámica general de la comunidad: Menor producción de semillas, menor número de semillas en el suelo y escasa superficie apta para la germinación, ya que gran parte del suelo se encuentra tapizado con líquenes (capítulo 3), por lo que al menos una parte de las semillas presentes en el banco de otoño permanecerían como remanente, que pasaría de un año para otro (McGraw y Vavreck, 1989). Es posible, además, que en estos sistemas existan tasas de depredación de semillas superiores a las de los sistemas pastoreados.

La densidad de semillas y la riqueza de especies de las muestras correspondientes a la parte más profunda del suelo de ambos sistemas se mantuvieron constantes durante las tres fechas de muestreo, lo que indica que sufrieron poco la recarga procedente de la producción de semillas. Ya se han comentado las consideraciones que podría tener este resultado acerca de la velocidad de enterramiento de las semillas y de su pérdida de la viabilidad.

La similitud cualitativa entre fechas de muestreo fue de la misma entidad en los dos sistemas estudiados, alrededor de 0,450. Esto advierte de una variación en la composición florística entre fechas, producto de la sustitución que van sufriendo los bancos en función de las características climáticas del año, que pueden favorecer a unas especies en detrimento de otras. Así, el banco de primavera de 1996 reflejaría en gran medida las semillas que no germinaron en el otoño anterior; el banco de otoño mantendría esas mismas semillas detectadas en la primavera de 1996, más las aportaciones de la vegetación; por último, la primavera de 1997 reflejaría nuevamente las semillas que no germinaron en el otoño de 1996.

4.4.5. ¿De quién son las semillas presentes en los bancos del suelo?

No es el propósito del trabajo que se presenta el efectuar exhaustivos análisis taxonómicos de los bancos de semillas, lo que generaría, entre otras consecuencias poco terapéuticas para el autor y los lectores, un exagerado engrosamiento del volumen, además de cierto extravío de los objetivos iniciales, que no son otros que

caracterizar la estructura y el funcionamiento de las comunidades. Sin embargo debe realizarse un pequeño alto para comentar aquellas especies que presentaron las mayores densidades en los bancos del suelo, así como para efectuar una comparación, cuando sea posible, con los resultados de otros estudios similares.

La especie más abundante en los bancos de semillas de los pastizales pastoreados fue *Poa bulbosa*, a pesar de que ninguna semilla o bulbo germinó de las muestras de primavera de 1996. Este es un acontecimiento curioso, ya que en los muestreos de otoño y de la segunda primavera, *P. bulbosa* fue la especie más abundante, con gran diferencia sobre el resto. La razón de este hecho es desconocida, debido a que desde el diseño del muestreo se decidió incluir en la denominación banco de semillas a todos los propágulos, fueran o no semillas, que permitieran la regeneración de la cubierta vegetal. Este es el mismo caso de otras plantas con bulbos como *Ranunculus paludosus, Ornithogallum umbellatum*, o *Dipcadi serotinum*, entre otras. Así pues, esta ausencia de *P. bulbosa* del primer muestreo es noticiable y de difícil explicación, especialmente si se considera que fue la especie más frecuente en la vegetación muestreada en esa misma primavera. En cualquier caso no debe descartarse un error en el procesado de las muestras, aunque la magnitud de dicho error se ha evaluado como no influyente en los patrones generales descritos, ya que sólo afectaría a la variabilidad estacional, y la relación se mantendría significativa, pasando de ser de 3,71:1 a una tasa de 2,53:1 (para la comparación con el banco de otoño). En el caso de las comparaciones entre los bancos de primavera, las diferencias se atenuarían, aunque sin modificar el patrón expuesto.

La abundancia de *P. bulbosa* debe atribuirse a los susodichos bulbillos y a la extraordinaria frecuencia con la que aparece en la vegetación. Se trata, junto a *Aphanes microcarpa*, de la especie más frecuente en los muestreos de vegetación, por lo que es normal encontrarla en gran número en el suelo, aunque normalmente no produce muchas semillas (obs. pers.). *Poa bulbosa* fue más frecuente en los muestreos de otoño, ya que se contabilizaron tanto los bulbos como las germinaciones procedentes de semillas. Como resultado del alto número de germinaciones y/o rebrotes de *P. bulbosa* en las muestras, las Gramíneas fueron la familia más abundante de los bancos de semillas. El resto de especies de esta familia mostraron números más modestos, y sólo *Mibora minima* y algunas especies del género *Vulpia* presentaron densidades de semillas elevadas. Todas ellas son plantas de pequeño porte, como es habitual encontrar entre las gramíneas presentes en zonas donde existe cierta presión de pastoreo (Anderson y Briske, 1995; Briske y Noy-Meir, 1998), aunque las especies aquí identificadas carecen prácticamente de interés ganadero (González Bernáldez, 1997).

La abundancia de especies de Cariofiláceas en todas las muestras de banco de los pastizales, como *Spergularia purpurea, Herniaria hirsuta* o *Cerastium semidecandrum*, debe estar relacionada con su abundancia en la vegetación. Todas ellas son también especies típicas de zonas pastoreadas (ver también capítulo 3) y producen grandes cantidades de semillas por individuo (obs. pers.), que a menudo son ingeridas y posteriormente expulsadas en los excrementos de los herbívoros (Malo, 1995). Este es el mismo caso de una Crasulácea, *Crassula tillaea* que, tras la comentada *P. bulbosa*, fue la especie más abundante en el banco de los pastizales. Y lo mismo se puede decir de otra especie ligada a estos pastos secos sobre suelo silíceo como es *Tuberaria guttata*, una Cistácea que produce muchas fructificaciones, cada una con un elevado número de semillas. Idéntico argumento es válido para la Rosácea *A. microcarpa*. Todas estas especies son plantas de muy pequeño porte, algunas minúsculas, que se benefician de la abundancia de huecos que crea el ganado.

Otra especie con similares características de crecimiento y regeneración es *Juncus bufonius*, la monocotiledónea no gramínea más abundante en los pastizales, especie, por lo demás, frecuente en los bancos de semillas de pastizales mediterráneos (ver, p.e. Marañón, 1998) a la que a menudo acompaña un congénere casi idéntico, *J. capitatus*. Ambas son pequeñas, con fructificaciones que generan muchas semillas por individuo. Su abundancia en el banco del suelo se relaciona con la capacidad de sus semillas para persistir viables en el suelo durante largos periodos de tiempo. Varios autores se han referido a ellas como especies típicamente persistentes (Roberts, 1981; Bekker *et al.*, 1997).

En cuanto a las Leguminosas, destaca la abundancia de un trébol, *Trifolium glomeratum*, que mantuvo semillas en el suelo durante todo el año, incluso en la parte más profunda de la sonda. Frecuentemente se ha asociado a las Leguminosas con estrategias de persistencia de larga duración (Young *et al.*, 1981; Baskin y Baskin, 1989), debido a las fuerte cubiertas que envuelven a sus semillas.

Respecto a los bancos del suelo de los matorrales y su abundancia en *Poa bulbosa*, son válidas las consideraciones anteriores, puntualizando que, a pesar de que a menudo se relaciona a esta Gramínea con ambientes pastoreados, lo cierto es que se trata de una especie típica de suelos pobres y secos, como son también los matorrales de este trabajo. La especie más abundante en las muestras de banco de los matorrales fue una Campanulácea bisanual, *Jasione montana*. Debido a la abundancia de esta especie y a la de *Campanula lusitanica*, Campanuláceas fue la familia más numerosa en el banco de semillas de los pastizales.

Varias especies fueron encontradas en el banco de semillas y no en la vegetación, y la mayoría con densidades de semillas muy bajas (menores de 5 semillas en el total de los muestreos; Anexo 2). Es el caso de *Cardamine hirsuta, Corrigiola telephiifolia, Cruciata pedemontana, Chenopodium sp., Exaculum pusillum, Lactuca serriola, Petrorhagia nanteuillii* y *Trifolium strictum*. El comportamiento de estas especies, presentes en el banco del suelo pero ausentes de la vegetación, se ha descrito como característico de plantas con semillas de tipo persistente (Thompson *et al.,* 1997). En el capítulo siguiente se analizará el tipo de banco que presentan todas las especies, pero el caso de *Corrigiola telephiifolia* merece algo más de atención, ya que su densidad de semillas fue más alta (29 semillas en el total de los muestreos), llegando a ser la especie más abundante en la fracción profunda de los muestreos de primavera.

La síntesis efectuada por grupos taxonómicos ofreció algunos resultados que merecen comentarse. En primer lugar, el alto número de semillas pertenecientes al grupo Otras Dicotiledóneas que se han encontrado en todos los muestreos, incluyendo los datos de la parte más profunda del suelo, puede relacionarse, como ya se ha comentado, con la alta capacidad productiva de muchas de estas especies, además de que fueron muy frecuentes en la vegetación. Otros trabajos también han encontrado altas densidades de estas especies en los muestreos de primavera (Moore y Wein, 1977; Peco *et al.*, 1998b), lo que podría corresponderse con la tendencia de este tipo de plantas a presentar alta persistencia en sus semillas (Champness y Morris, 1948; Roberts, 1981; Rice, 1989; Ortega *et al.*, 1997). La abundancia de las Gramíneas en los matorrales, tanto en el banco como en la vegetación, también es un hecho constatado. En pastizales mediterráneos, las gramíneas parecen verse favorecidas por la ausencia de pastoreo (Roberts, 1981; Milchunas y Lauenroth, 1993; Peco *et al.*, 1998b).

CAPÍTULO 5. DINÁMICA DEL BANCO DE SEMILLAS. RELACIONES CON LA VEGETACIÓN

5.1. Introducción

Al igual que ocurre con la metodología óptima para la determinación de las semillas viables en el suelo, tema de amplia discusión en los círculos científicos y que ya ha sido tratado en profundidad en el capítulo 2, la clasificación de las características de persistencia de las especies presentes en el banco del suelo es asunto controvertido, y que suscita opiniones diversas, según las escuelas que traten el tema. La evidente necesidad de producir información homogénea, estandarizada y comparable (Leck *et ak.*, 1989) ha hecho que se multipliquen los esfuerzos por encontrar criterios generales para clasificar las estrategias de persistencia de las semillas, aplicables al mayor número posible de especies. Estas clasificaciones no sirven únicamente para asignar un comportamiento determinado a una especie en concreto (lo que sería de por sí un objetivo suficiente), sino que permiten obtener una visión global de la dinámica general de las comunidades, a través del comportamiento particular de cada especie. El conocimiento de la capacidad de persistencia de las especies puede también utilizarse, cuando sea de interés, en prácticas de regeneración y restauración de especies y espacios.

Estas necesidades han impulsado un creciente número de generalizaciones sobre la longevidad o persistencia de las semillas. Entre ellas se puede destacar, por ejemplo, la realizada por Harper (1977), que dice:

i) Las semillas de vida larga son características de hábitats sometidos a perturbaciones frecuentes.
ii) Muchas especies anuales o bianuales tienen semillas de vida larga.
iii) Las semillas pequeñas tienen mayor longevidad que las grandes.
iv) Las plantas acuáticas tienen semillas más longevas que las terrestres.
v) Las semillas de los árboles de bosques tropicales maduros son de vida muy corta.

Para conocer la longevidad de las semillas existen diversos métodos. Uno de ellos, y sin duda efectivo para determinar el tiempo mínimo de viabilidad de las semillas en el suelo, es el experimento de enterramiento artificial (Thompson *et al.*, 1997). Este

método, sin embargo, sobreestima la longevidad de especies que no suelen enterrarse por mecanismos naturales, y no permite la clasificación de especies persistentes cuya duración suele superar a la de los estudios. La longevidad de las semillas puede ser también indicada por su tamaño, forma y peso; varios trabajos han relacionado la persistencia con semillas pequeñas y compactas, mientras que las especies transitorias solían presentar semillas grandes, pesadas, y de formas alargadas (Thompson y Grime, 1979; Thompson, 1993; Thompson *et al.*, 1993; Thompson *et al.*, 1997; Bekker *et al.*, 1998c). Este tipo de datos no siempre se encuentran disponibles, por lo que debe recurrirse entonces a evidencias indirectas, como es la variabilidad estacional de la densidad de semillas, su presencia en capas profundas del suelo y su relación con la vegetación.

Un esquema de clasificación del comportamiento de las semillas en el banco del suelo, basado en datos indirectos, fue presentado por Thompson y Grime (1979), y ha sido utilizado en numerosos trabajos posteriores. Esta clasificación se sustenta, básicamente, en la variación de la densidad de semillas en el suelo a lo largo de un ciclo anual, y define cuatro tipos de estrategias de persistencia, que serán comentadas con detalle en el siguiente apartado.

Thompson *et al.* (1997), plantearon una clasificación revisada de la propuesta por Bakker *et al.* (1991) y descrita por Thompson (1992, 1993), la cual define tres tipos de banco de semillas (que serán explicados en el siguiente apartado), basados en la presencia diferencial de semillas en las capas superficiales y profundas del suelo, así como en las relaciones con la vegetación.

Poschlod y Jackel (1993) refinaron esta última clasificación, en función de la dinámica temporal de la lluvia de semillas y de la densidad de semillas en las capas superiores e inferiores del suelo. Desafortunadamente, para aplicar esta clasificación se requieren datos difíciles de obtener, por lo que se ha preferido omitirla. Junto a su complicada aplicación, tiene la dificultad de la comparación con otros estudios publicados.

En este capítulo se pretende dilucidar cuál es la estrategia predominante en los dos sistemas en estudio mediante la asignación de estrategias individuales a las especies, y, de esta manera, establecer un marco general de la dinámica de la comunidad vegetal, en función de la persistencia de las semillas, para cada uno de los dos sistemas. También se pretende evaluar si existen diferencias sustanciales entre pastizales y matorrales, así como si aparecen especies que presenten estrategias variables en función del sistema en el que se han encontrado. Para ello se ha de escoger un criterio de clasificación de las estrategias de persistencia que refleje

objetivamente los sucesos dinámicos de variación en la densidad de semillas de cada especie, así como, en la medida de lo posible, su relación con la vegetación. Debido a la posibilidad de aplicar varios métodos, se ha optado por utilizar las clasificaciones de Thompson y Grime (1979) y de Thomson *et al.* (1997), así como una modificación de esta última, de nueva elaboración, sobre los datos de vegetación y banco de semillas, con objeto de establecer las posibles deficiencias de cada una de ellas, qué discrepancias presentan en las asignaciones de estrategias, y cuál de las tres es la más adecuada a los dos sistemas en estudio. Se prueban, posteriormente, dichas clasificaciones basándose en la asunción de la relación entre el peso de las semillas y la persistencia, detectada por algunos autores (Thompson, 1993; Thompson *et al.*, 1997; Bekker *et al.*, 1998c).

Por otro lado, uno de los aspectos necesarios para comprender el funcionamiento de los sistemas es la relación que mantienen el banco de semillas y la vegetación, componentes del sistemas que se encuentran dinámicamente vinculados, y cuyos patrones espacio-temporales son interdependientes (Lavorel *et al.*, 1991). El estudio de la similitud entre la vegetación y el banco permitiría completar la imagen funcional de los dos sistemas en estudio, así como elaborar hipótesis para capítulos posteriores de la tesis.

La comparación de la composición taxonómica de ambos compartimentos o subsistemas ha ofrecido a menudo discrepancias (Chippendale y Milton, 1934; Champness y Morris, 1948; Major y Pyott, 1966; Thompson y Grime, 1979; Rabinowitz, 1981; Thompson, 1986; Houlé y Phillips, 1989, Manders, 1990; Jutila Erkkilä, 1998; Marañón, 1998), y, menos frecuentemente, correlaciones (Henderson *et al.*, 1988; Marañon y Bartolome, 1989; Levassor, *et al.*, 1990; Lavorel *et al*, 1991; Lavorel y Lebreton, 1992). El parecido de la vegetación y del banco de semillas debe estar relacionado con procesos autoecológicos y sinecológicos: caracteres propios de cada especie (Rabinowitz, 1981; Henderson *et al.*, 1988), y de relación con otros componentes del ecosistema (Thompson, 1986; Houlé y Phillips, 1989).

Asimismo, la similitud de la composición florística de los bancos y de la vegetación se encuentra influida por la escala de análisis (Lavorel *et al.*, 1991), por el grado de perturbación (Grubb, 1988; Pierce y Cowling, 1991) y por la relación anuales-perennes de la comunidad y la disponibilidad de huecos para la germinación (Peco *et al.*, 1998b).

Los análisis realizados se han enfocado en función de una hipótesis básica: Se predice que la similitud entre los bancos de semillas y la vegetación será mayor en

aquellas comunidades sometidas a mayor perturbación; es decir, en pastizales, más que en matorrales, debido al efecto homogeneizador del pastoreo. Complementariamente a ello, los sistemas pastoreados presentarán valores de similitud más altos a las escalas mayores del análisis, mientras que los sistemas más estables lo harán a las escalas más detalladas.

5.2. Materiales y Métodos

Los datos utilizados para este capítulo son los procedentes de los muestreos de banco de semillas y de vegetación, que se explican en profundidad en los capítulos anteriores. Para aplicar el método de clasificación A se utilizaron los datos de banco de semillas de otoño de 1996 y de primavera de 1997. Para aplicar los métodos de clasificación B y C, se utilizaron los muestreos de banco de semillas de primavera y los de vegetación. Los datos de banco de semillas se utilizaron divididos por profundidades (0-5 y 5-10 cm).

5.2.1. Clasificaciones utilizadas

Las especies fueron clasificadas utilizando tres métodos:

i) **CLASIFICACIÓN A**. Esta clasificación se corresponde con la descrita por Thompson y Grime (1979) y aplicada posteriormente por Ortega *et al.* (1997), utilizando sólo dos momentos del ciclo anual. Se basa en la variación estacional de la densidad de semillas de cada especie entre dos momentos del ciclo anual: previo a la explosión germinativa de otoño (banco de otoño de 1996) y previo a la fase de floración y fructificación (banco de primavera de 1997). Así, las especies fueron clasificadas en cuatro tipos de banco, en función de la existencia o no de diferencias significativas entre su densidad de semillas en estos dos momentos. El test utilizado para analizar dichas diferencias fue la U de Mann-Whitney, debido a la carencia de normalidad de la distribución de la variable densidad de semillas, y a la potencia de este test para bajos números muestrales (Siegel y Castellan, 1995). Los cuatro tipos de banco definidos son los siguientes:

a) TIPO I: Banco de semillas **Transitorio de verano**; semillas presentes sólo en verano, y con germinación de otoño (es decir, aquellas semillas que sólo aparecen en otoño).

b) TIPO II: Banco de semillas **Transitorio de invierno**; semillas presentes en invierno y con germinación de primavera (es decir, aquellas semillas que tienen una densidad significativamente superior en primavera, pero que pueden aparecer también en otoño).

c) TIPO III: Banco de semillas **Semipersistente** o principalmente transitorio de verano; semillas que mantienen un pequeño banco de semillas persistente (es

decir, aquellas semillas cuya densidad de semillas es significativamente mayor en otoño, pero son encontradas también en primavera).

d) TIPO IV: Banco de semillas **Persistente**; semillas cuyas densidades en otoño y primavera no son significativamente diferentes.

ii) **CLASIFICACIÓN B**. Esta clasificación es la definida por Thompson *et al.* (1997), revisada de la propuesta por Bakker *et al.* (1991) y descrita por Thompson (1992, 1993). Se basa en los datos de vegetación y de bancos de semillas de primavera, y define tres tipos de estrategias:

a) **TRANSITORIO**. Especies con semillas que persisten en el suelo durante menos de un año, a menudo mucho menos. Se corresponde con los anteriormente denominados Tipo I y II, y se asigna a aquellas especies que, o bien fueron encontradas en la vegetación, pero no en el banco de semillas, o bien sólo presentaron semillas en la parte superficial del suelo.

b) **PERSISTENTE DE CORTA DURACIÓN**. Especies con semillas que persisten en el suelo durante al menos 1 año, pero menos de 5. Este tipo se asigna a aquellas especies que presentaron semillas en las dos profundidades analizadas, pero con una frecuencia más alta en la capa superior (en este caso se ha considerado la razón 3:1 o superior). La capa superficial de suelo se corresponde con los primeros 5 centímetros. Estas especies pueden jugar algún papel en el mantenimiento de poblaciones tras episodios de sequía y similares.

c) **PERSISTENTE DE LARGA DURACIÓN**. Especies con semillas que persisten en el suelo durante al menos 5 años. Este tipo de banco se ha asignado a aquellas especies con semillas en las dos profundidades, pero con densidades no muy diferentes (en este caso, menor de la razón 3:1). Es el único banco que contribuye a la regeneración de las comunidades totalmente degradadas.

Estos mismos autores elaboraron una clave dicotómica para la determinación de cada tipo de estrategia, clave que se ha utilizado en este capítulo (ver figura 5.1).

iii) **CLASIFICACIÓN C**. Esta clasificación, de nueva elaboración, es una modificación de la anterior, ya que las especies transitorias son divididas en dos grupos diferenciados: transitorias estrictas, que son aquellas especies que están presentes en la vegetación, pero no han sido encontradas en el banco de semillas, y transitorias *sensu lato*, o, más bien, persistentes de corta duración, que son aquellas especies que se han recogido en las muestras de vegetación y también en las de banco de semillas,

aunque únicamente en la parte superficial del suelo. La razón de esta diferencia reside en la decisión de separar aquellas especies que no presentan semillas en los bancos de primavera, de aquellas que mantienen un remanente para temporadas posteriores, al menos para el año siguiente. Los resultados de este método permiten clasificar las especies en los cuatro grupos siguientes:

a) **TRANSITORIAS ESTRICTAS** (Tipo I). Especies presentes únicamente en la vegetación, y nunca en las muestras de banco de semillas.

b) **TRANSITORIAS *sensu lato***, o **Persistentes de corta duración** (al menos un año; Tipo II). Serían aquellas especies presentes en la vegetación y en las muestras superficiales de banco de semillas.

c) **PERSISTENTES DE MEDIA DURACIÓN** (Tipo III). Serían aquellas especies presentes en la vegetación y en las muestras de banco de semillas superficial y profundo, pero con muchas más semillas en la parte superficial.

d) **PERSISTENTES DE LARGA DURACIÓN** (Tipo IV). Especies presentes o no en la vegetación, y con semillas en las muestras de suelo profundo en densidad similar a la de las muestras de suelo superficial, o suficientemente elevada.

5.2.2. Relación tipo de banco-peso

Los tipos de banco asignados a cada especie, según las tres clasificaciones, se han cruzado con los datos de peso de las semillas, mediante un análisis de correlación por rangos de Spearman. La variable peso ha sido asignada únicamente a las 45 especies de las que se obtuvieron datos bibliográficos. Siempre que fue posible, se utilizó la información procedente de investigaciones realizadas en la Península Ibérica (Fernández Alés *et al.*, 1993; Marañón y Grubb, 1993), que utilizaron el peso seco de 100 semillas para el cálculo del peso por especie. En el caso de que una especie presentara dos estimas, se realizó la media aritmética entre ellas. Para el resto de las especies se utilizó información procedente de las publicaciones Grime *et al.* (1988), Thompson *et al.* (1993) y Bakker *et al.* (1996a). Para más información acerca de la metodología utilizada en cada caso, se remite al lector a las obras citadas.

5.2.3. Similitud a diferentes escalas

Para conocer la similitud de la composición florística de los bancos de semillas y de la vegetación, en los dos sistemas en estudio, se ha realizado un Escalado Multidimensional, con función de Guttman (SYSTAT, 1992), sobre una matriz de similitud de Jaccard, calculada para los datos por parcela.

Las relaciones cualitativas entre la vegetación y los bancos del suelo se han analizado mediante el índice de similitud de Jaccard, a diferentes escalas espaciales (unidad muestral, parcela y sistema). Cada muestra de banco de semillas se comparó con la muestra de vegetación adyacente (escala de unidad muestral), con una de la misma parcela, elegida al azar (escala de parcela) y con una del mismo sistema, exceptuando la misma parcela, elegida también al azar (escala de sistema). Estos valores fueron comparados mediante un test de ANOVA anidado, de medidas repetidas, con objeto de conocer las diferencias entre sistemas en la similitud entre los bancos de semillas y la vegetación, a diferentes escalas espaciales. Este análisis se ha elaborado sobre las cuatro comparaciones directas de banco y vegetación:

- Banco de semillas de Primavera 1996 *vs.* Vegetación de 1996.
- Banco de semillas de otoño de 1996 *vs.* Vegetación de 1996.
- Banco de semillas de otoño de 1996 *vs.* Vegetación de 1997.
- Banco de semillas de Primavera 1997 *vs.* Vegetación de 1997.

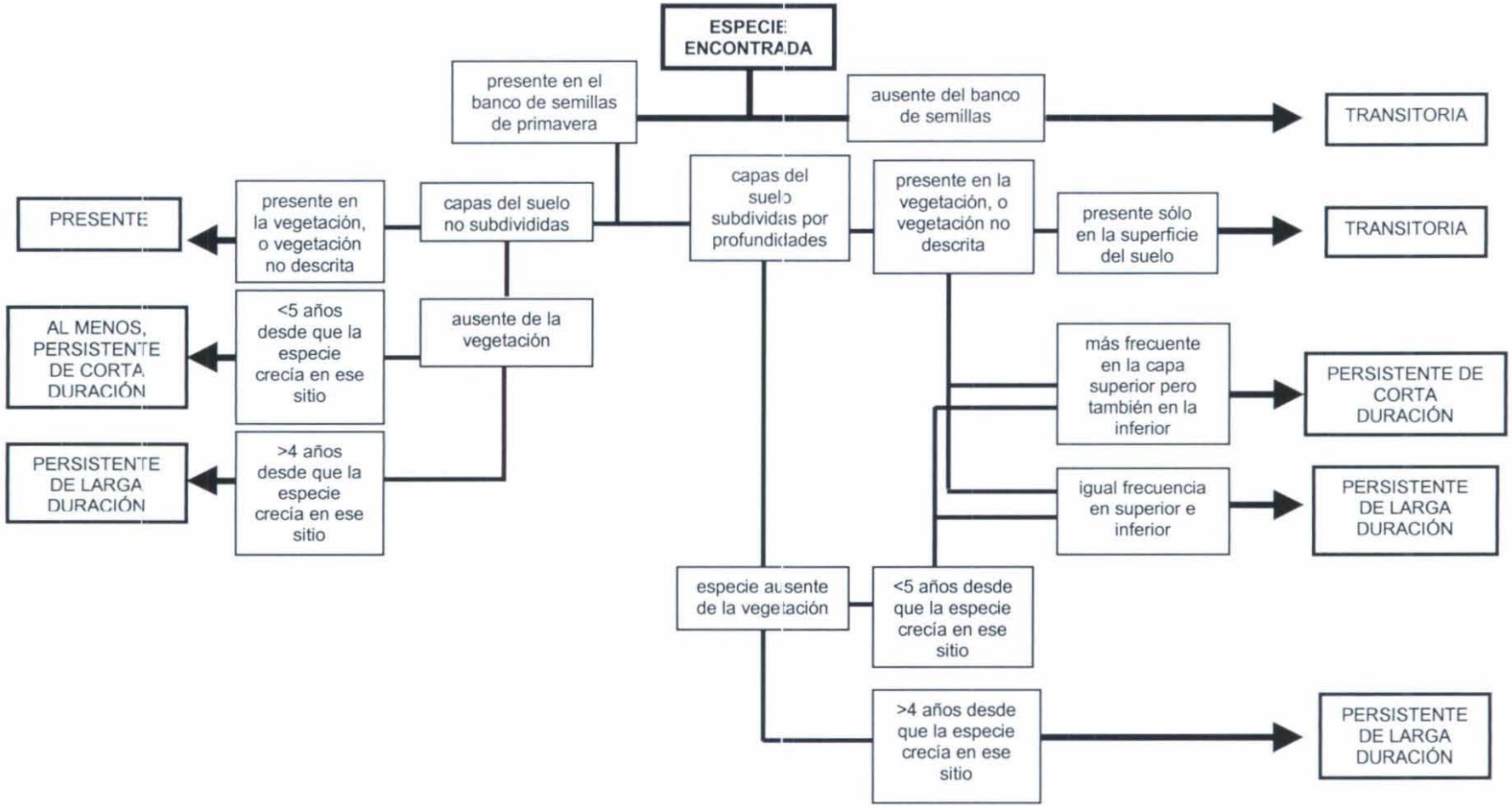


Figura 5.1. Clave para la asignación de estrategias de persistencia en la Clasificación *B*, modificado de Thompson *et al.* (1997).

5.3. Resultados

5.3.1. Tipo de banco de semillas. Persistencia.

La exposición de los resultados de la asignación de persistencia comienza por la denominada clasificación *A* y se continúa con la *B*, más reciente. Por último, se exponen las discrepancias detectadas en ambas clasificaciones, y se termina por proponer una tercera clasificación, en cierta manera producto de la combinación de las dos anteriores.

5.3.1.1. Clasificación A

Esta clasificación ha permitido asignar una estrategia de persistencia a un total de 115 especies (81 especies de los pastizales y 70 de los matorrales), 43 de ellas presentes en ambos sistemas y, por lo tanto, con estrategias asignadas en los dos (figura 5.2).

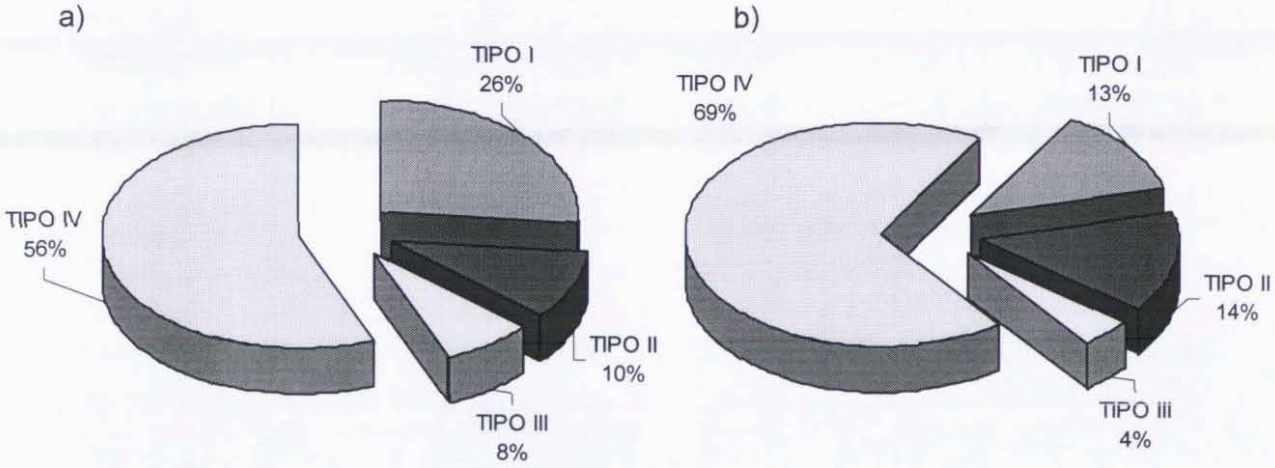


Figura 5.2. Frecuencia de especies atribuidas a cada tipo de estrategia de banco de semillas, según clasificación *A*, en **a)** pastizales pastoreados y **b)** matorrales sin pastorear. Tipo I: Transitorio de verano. Tipo II: Transitorio de invierno. Tipo III: Semipersistente. Tipo IV: Persistente. Para más detalle, ver apartado de Materiales y Métodos.

Como se aprecia en la figura 5.2, el porcentaje mayoritario en ambos sistemas lo componen especies con carácter persistente, algo especialmente manifiesto en los matorrales, donde la suma de las especies persistentes y semipersistentes alcanza,

prácticamente, el 75%. Las especies con características transitorias de verano no supera el 26% en los pastizales, y el porcentaje es aún menor en los matorrales.

Las especies transitorias de invierno (Tipo II; tabla 5.1) presentaron semillas únicamente en las muestras de invierno (Anexo 2) y, en casi todos los casos, con números extremadamente bajos.

En cuanto a las especies comunes a ambos sistemas, 15 de ellas (el 35,7% de las especies comunes) presentaron un comportamiento dispar; es decir, su estrategia fue diferente en función del sistema en el que habían sido muestreadas (tabla 5.1). La variación en la estrategia de estas 15 especies no fue direccional, ya que 8 de ellas (el 19,0%) aumentaron la persistencia al pasar de zonas pastoreadas a no pastoreadas, y 7 (el 16,7%) la disminuyeron.

5.3.1.2. Clasificación B

Según este método, y utilizando los datos de los muestreos de banco de semillas de primavera de 1996 (sonda alta y baja) y de vegetación del mismo año, se han clasificado 151 especies (109 en cada sistema).

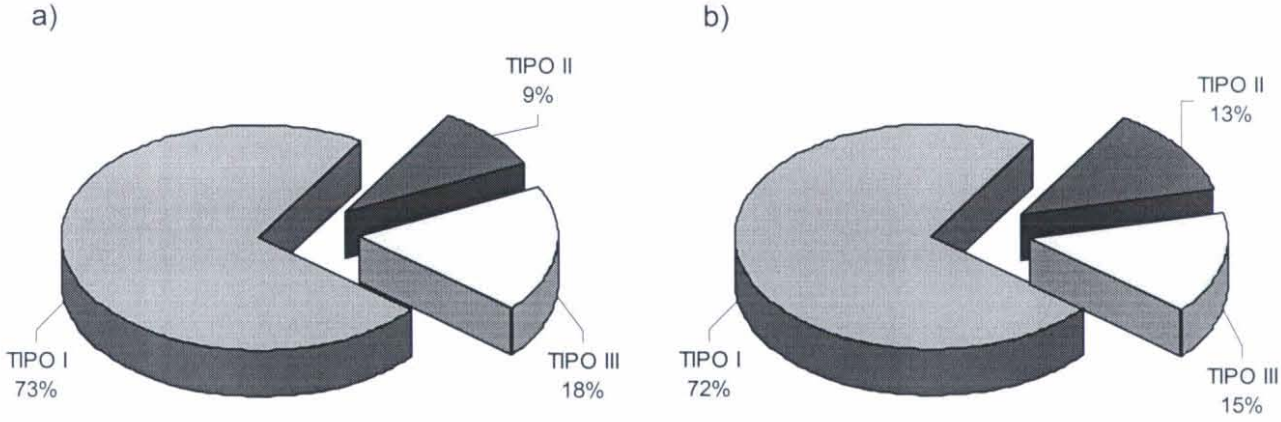


Figura 5.3. Frecuencia de especies atribuidas a cada tipo de estrategia de banco de semillas, según la clasificación *B*, para los datos de la primavera de 1996 en **a)** pastizales pastoreados y **b)** matorrales sin pastorear. Tipo I: Transitorio. Tipo II: Persistente de corta duración. Tipo III: Persistente de larga duración. Para más detalle, ver apartado de Materiales y Métodos.

Tabla 5.1. Tipo de banco de semillas asignado a cada especie, según la clasificación *A* y la clasificación B (B1, para datos de la primavera de 1996 y B2, para datos de la primavera de 1997). Clave de los nombres, en el Anexo 7.

Especies	PASTIZALES			MATORRALES			Especies (cont.)	PASTIZALES			MATORRALES			Especies (cont.)	PASTIZALES			MATORRALES		
	A	B1	B2	A	B1	B2		A	B1	B2	A	B1	B2		A	B1	B2	A	B1	B2
AGRCAS	I	I	I	I	I	I	*EUPEXI*	II	I	I		III		*RANPAL*	I	I	I		I	I
AIRCAR	IV	I	I		I		*EVACAR*	I	I	I		I	I	*ROMBUL*	IV	I	I			
AIRPRA					I		*FESAMP*	I	I	I				*RUMACE*		I	I	IV	III	III
ALYGRA		I			I	I	*FILLUT*	IV	I	I	IV	I	I	*RUMPAP*	I	III	I		III	III
ANAMIN	IV	I	I				*GALPAR*	IV	I	I	IV	I	I	*SAGAPE*	III	I	I	I	III	
ANCUND					I		*GERMOL*		I				I	*SANMIN*		I	I	II	I	I
ANDINT	IV	III	III	I	III	III	*HELAPE*		I		I			*SCIAUT*					I	
ANTARV	IV	I	I	II	I	I	*HELSTO*					I		*SCISET*	IV	II	II			
ANTARI			I				*HELEUR*	IV	III	III	IV	III	III	*SCLANN*		I	I			
ANTLOT	I	III	I	IV	II	II	*HERHIR*	IV	II	II	IV	III	III	*SEDCAE*	IV	I	I	I	I	I
APHMIC	III	II	II	IV	I	I	*HOLSET*				IV	I	I	*SENECI*	I	III	I		III	III
ARAHIR		I					*HOLUMB*		I			I	I	*SHEARV*		I	I			
ARELEP	I	III	III		I		*HYPGLA*	IV	III	I	IV	I	I	*SILSCA*				IV	I	I
ARRALB				IV	I	I	*JASMON*		I	I	IV	II	II	*SISOFF*		I	I			
ASTLIN				IV	II	II	*JUNBUF*	IV	III	III	IV	III	III	*SPEARV*	IV	I	I			
AVEBAR					I	I	*JUNCAP*	IV	II	III				*SPEPEN*	IV	I	I		I	I
BISPEL	IV	III	III				*LAMAMP*				I	I	I	*SPEPUR*	IV	II	II	II	II	II
BRABAR	II	I	I		I	I	*LACSER*		III					*STEMED*	II	III	III			
BRIMAX				I	I		*LATANG*				II	I	I	*STILAG*		I	I			
BROHOR		I	I		I		*LAVSTO*				IV	II	II	*TAECAP*					I	I
BROTEC				IV	I	I	*LEGCAS*				IV	I	I	*TEECOR*	IV	I	I	IV	I	I
CAMLUS				IV	II	II	*LEOTAR*	I	III	III	IV	I	I	*THAVIL*					I	I
CAPBUR	IV	I	I				*LINSPA*	IV	III	III	IV	II	III	*THYMAS*					I	I
CARHIR				II		III	*LOGGAL*	IV	I	I				*TOLBAR*	IV	I	I	IV	I	I
CARDIV	IV	I	I				*LOGMIN*	IV	I	I	IV	I	I	*TRIANG*				IV	III	II
CARCOR		I	I		I	I	*LOLRIG*		I					*TRIARV*	IV	III	III	IV	II	II
CENCAL					I		*LOPCRI*					I		*TRICAM*	IV	II	III	IV	II	III
CERBRA	I			I	I		*LUPHIS*		I			III	III	*TRICER*	I	I				
CERGLO	II	I	I				*MELCIL*						I	*TRICHE*	I	I	I		I	I
CERGRA		I	I	IV	I	I	*MERPYR*		I	I				*TRIDUB*	I	II	III		III	
CERSEM	IV	I	II	IV	I	II	*MIBMIN*	IV	I	I	IV	I	I	*TRIGLO*	IV	III	III	IV	II	III
CONARV					I	I	*MICTEN*		I		IV	I	I	*TRIRES*		I				
CONBON					I		*MOEERE*	IV	I	II	IV	I	I	*TRISCA*	II	I	III		I	
CORMIN		I		IV	II	II	*MONOCO*		I	I				*TRISMY*		III			I	
CORTEL				II	III	III	*MONMIN*	IV	I	I				*TRISTRI*	II	III	III	II	III	III
CORCAN				III	I	III	*MUSCOM*					I	I	*TRISTRC*	II	III	III			
CORFAS				IV		I	*MYOSOT*	IV	I	III	IV	I	I	*TRISUB*	IV	I	I			
CRATIL	IV	II	II	IV	II	II	*ORNUMB*		I	I				*TRISUF*	III	III	III			
CRECAP	IV	I	I	IV	I	I	*ORNCOM*	I	I	I	III	III	III	*TRITOM*		I	I			
CRETAR	I				I	I	*ORNPER*		I					*TUBGUT*	III	II	II	IV	II	II
CRUPED				II		III	*PAPDUB*					I	I	*VALCAR*				IV	I	I
CYNDAC	I	I	I		I	I	*PARLAT*	IV	I	I	IV	I	I	*VERARV*	IV	I	I	IV	I	I
CYTSCO					I	I	*PETNAN*		II	III				*VERVER*	I	I	I	IV	I	I
CHAMIX					I	I	*PLABEL*	I	I	I				*VICLAT*					I	I
CHENOP		III	III				*PLACOR*	IV	I	I				*VICLUT*					I	I
CHOJUN					III		*PLALAG*	IV	I	I				*VIOKIT*			I			
DACGLO		I	I	IV	I	II	*PLALAN*		I	I				*VULCIL*	IV	I	I	IV	I	I
DIPSER	I				I	I	*POAANN*	IV	I	I				*VULMEM*		I				I
EROCICO		I			I		*POABUL*	IV	I	II	IV	I	II	*VULMUR*	III	I	I	IV	II	II
EROCICU	IV	I	I	II	I	I	*PSIINC*				III	I	I	*VULMYU*	I	I	I	IV	I	I
EROVER	III	I	I	II	I	I	*PTEDIA*				I	I	I	*VULUNI*					I	
ERYCAM	II	I	I				*QUEILE*					I	I	*VULPIA*	IV		III	IV		III
ERYTEN					I	I	*RADLIN*	I	I	I										

NOTA: Préstese atención a las diferentes estrategias que indica cada tipo en las dos clasificaciones:
CLASIFICACIÓN *A*: Tipo I: Transitorio de verano. Tipo II: Transitorio de invierno. Tipo III: Semipersistente. Tipo IV: Persistente.
CLASIFICACIÓN *B (B1* y *B2)*: Tipo I: Transitorio. Tipo II: Persistente de corta duración. Tipo III: Persistente de larga duración. Para más detalle, ver apartado de Materiales y Métodos.

Como muestra la figura 5.3, las estrategias predominantes en ambos sistemas, tras la aplicación del método de clasificación *B*, variaron radicalmente respecto a los resultados de la clasificación anterior, ya que, si con el método *A* era predominante la estrategia persistente, con este método resultó ser mayoritaria la transitoria, en ambos sistemas. Los dos sistemas presentaron grandes analogías en las frecuencias atribuidas a cada tipo de banco, aunque los matorrales no pastoreados mantuvieron un ligeramente más alto valor de la persistencia de corta duración.

En cuanto a las discrepancias que manifestaron algunas especies entre sistemas, nuevamente no se encontró ningún comportamiento definido: 10 de las especies discrepantes incrementaron su persistencia al pasar de zonas pastoreadas a no pastoreadas (14,9% de las especies comunes), mientras que 9 hicieron lo contrario (13,5%) (tabla 5.1).

Los muestreos de la primavera de 1997 permitieron clasificar a 138 especies (96 en cada sistema).

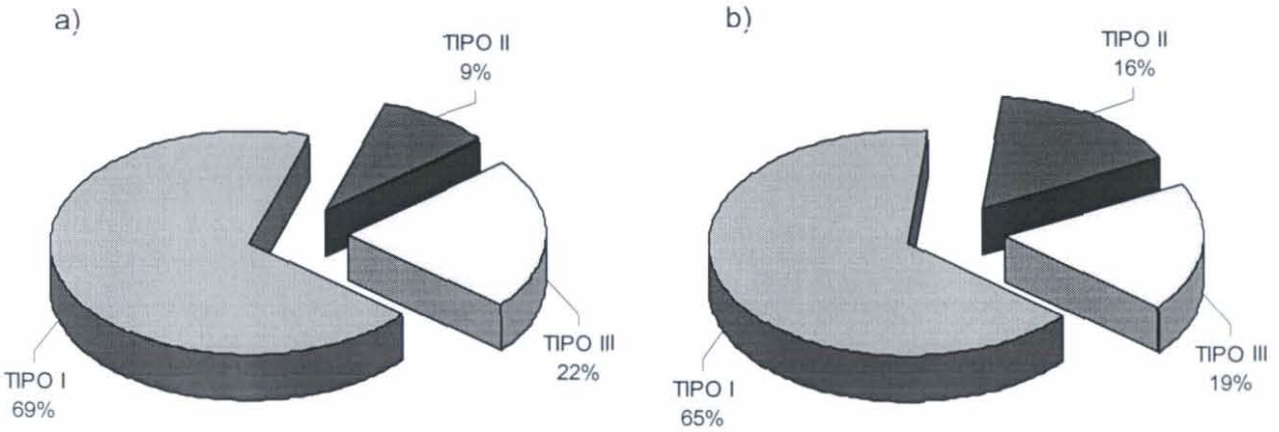


Figura 5.4. Frecuencia de especies atribuidas a cada tipo de estrategia de banco de semillas, según la clasificación *B*, para los datos de la primavera de 1997 en **a)** pastizales pastoreados y **b)** matorrales sin pastorear. Leyenda como en la figura 5.3.

En la figura 5.4 se puede comprobar que, si bien los porcentajes de especies transitorias disminuyeron respecto a los resultados del año anterior, continuaron siendo muy elevados, resultando de nuevo la estrategia mayoritaria en ambos sistemas.

Al igual que pasaba con las otras clasificaciones utilizadas, con los datos de la primavera de 1997 algunas especies presentaron cambios en su estrategia de persistencia entre sistemas, aunque tampoco se apreció una tendencia clara en ninguna dirección: 9 especies aumentaron la persistencia al pasar de pastizales pastoreados a no pastoreados (17,0% de las especies comunes) y 5 la disminuyeron (9,4%) (tabla 5.1). Ahora bien, de las ocho especies que repitieron presencia entre las discrepantes, 7 mantuvieron la misma tendencia de cambio (tabla 5.1).

Una vez utilizados los dos años de muestreo se ha clasificado, siguiendo la metodología *B*, a un total de 110 especies de los pastizales (93 de las cuales presentaron registros en los dos años) y 116 de los matorrales (89 con registros en ambos años). Entre los dos años de muestreo, y siempre utilizando la misma metodología, hubo pocas discrepancias: 13 especies de los pastizales (14%) y 8 de los matorrales (9%) variaron de estrategia entre años (tabla 5.2).

Tabla 5.2. Especies que presentaron discrepancias entre años en la estrategia asignada siguiendo la metodología *B*, y sentido del cambio (1996-1997).

PASTIZALES PASTOREADOS	MATORRALES NO PASTOREADOS
Anthyllis lotoides: III-I	*Cerastium semidecandrum*: I-II
Cerastium semidecandrum: I-II	*Corynephorus canescens*: I-III
Hypochaeris glabra: III-I	*Dactylis glomerata*: I-II
Juncus capitatus: II-III	*Linaria spartea*: II-III
Moenchia erecta: I-II	*Poa bulbosa*: I-II
Myosotis spp.: I-III	*Trifolium angustifolium*: III-II
Petrorhagia nanteuilli: II-III	*Trifolium campestre*: II-III
Poa bulbosa: I-II	*Trifolium glomeratum*: II-III
Rumex papillaris: III-I	
Senecio spp.: III-I	
Trifolium campestre: II-III	
Trifolium dubium: II-III	
Trifolium scabrum: I-III	

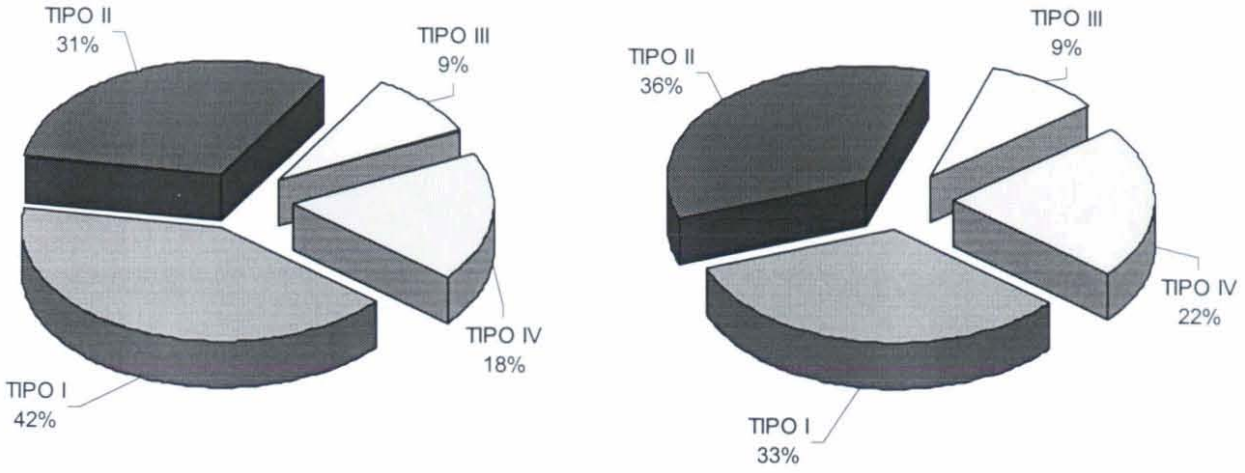
5.3.1.3. Clasificación C

Siguiendo esta metodología, se ha podido clasificar el mismo número de especies que con el método *B*, aunque los resultados son ligeramente distintos (tabla 5.3 y figura 5.5.)

Según esta clasificación, el año 1996 presentó en los dos sistemas una mayor proporción de especies transitorias (Tipo I), pero especialmente en los matorrales

(47%). El siguiente año, las diferencias entre las distintas estrategias se atenuaron (figura 5.5).

a)



b)

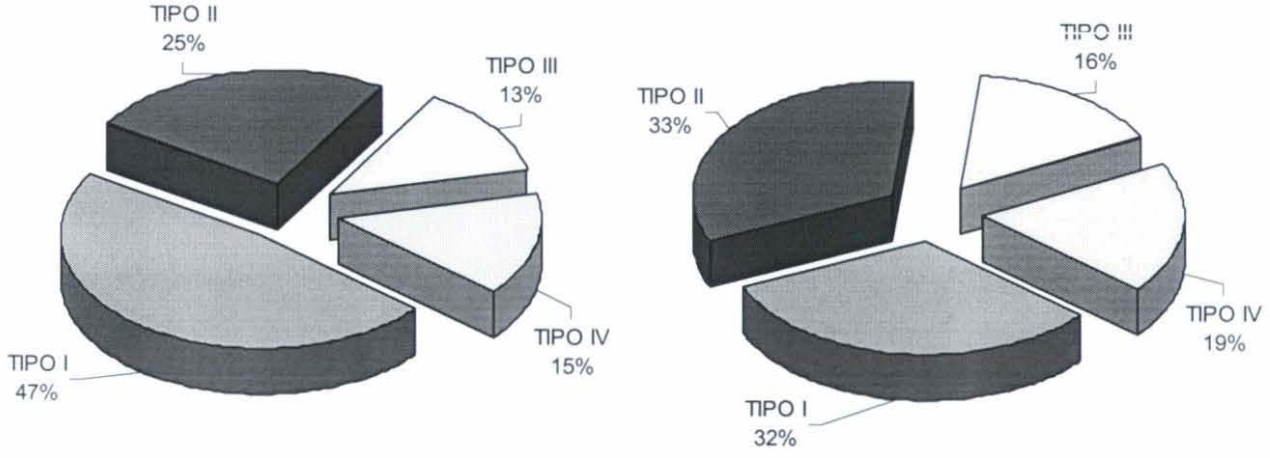


Figura 5.5. Frecuencia de especies atribuidas a cada tipo de estrategia de banco de semillas, según la clasificación *C*, para los datos de la primavera de 1996 (izquierda) y de la primavera de 1997 (derecha), en **a)** pastizales pastoreados y **b)** matorrales sin pastorear. Tipo I: Transitorias estrictas. Tipo II: Transitorias *sensu lato* o Persistentes de corta duración. Tipo III: Persistentes de media duración. Tipo IV: Persistentes de larga duración.

Tabla 5.3. Tipo de banco de semillas asignado a cada especie, según la clasificación *C*, para datos de la primavera de 1996 y para datos de la primavera de 1997. En negrita se presentan aquellas especies encontradas en muestreos de vegetación de los pastizales que no lo fueron nunca en los matorrales. Clave de los nombres, en el Anexo 7.

Especies	PASTIZALES		MATORRALES		Especies (cont.)	PASTIZALES		MATORRALES		Especies (cont.)	PASTIZALES		MATORRALES	
	1996	1997	1996	1997		1996	1997	1996	1997		1996	1997	1996	1997
AGRCAS	I	I	II	I	***EUPEXI***	II	II	IV		*RANPAL*	I	I	I	I
AIRCAR	I	II	I		*EVACAR*	I	I	I	I	***ROMBUL***	I	I		
AIRPRA			I		***FESAMP***	I	I			*RUMACE*	II	II	IV	IV
ALYGRA	I		I	I	*FILLUT*	II	II	II	II	***RUMPAP***	IV	I	IV	IV
ANAMIN	II	II			*GALPAR*	II	II	II	II	***SAGAPE***	II	II	IV	
ANCUND			II		*GERMOL*	I			I	*SANMIN*	I	I	I	II
ANDINT	IV	IV	IV	IV	***HELAPE***	I				*SCIAUT*			I	
ANTARV	II	II	I	II	*HELSTO*			I		***SCISET***	III	III		
ANTARI		I			***HELEUR***	IV	IV	IV	IV	***SCLANN***	I	I		
ANTLOT	IV	I	III	III	*HERHIR*	III	III	IV	IV	*SEDCAE*	II	II	II	I
APHMIC	III	III	II	II	*HOLSET*			II	II	*SENECI*	IV	I	IV	IV
ARAHIR	II				*HOLUMB*	I		I	I	***SHEARV***	I	I		
ARELEP	IV	IV	I		*HYPGLA*	IV	II	II	II	*SILSCA*			II	II
ARRALB			I	II	*JASMON*	I	I	III	III	***SISOFF***	II	I		
ASTLIN			III	III	***JUNBUF***	IV	IV	IV	IV	***SPEARV***	II	II		
AVEBAR			I	I	***JUNCAP***	III	IV			*SPEPEN*	II	II	I	I
BISPEL	IV	IV			*LAMAMP*			I	I	*SPEPUR*	III	III	III	III
BRABAR	I	II	II	I	*LACSER*	IV				***STEMED***	IV	IV		
BRIMAX			I		*LATANG*			I	II	***STILAG***	I	I		
BROHOR	I	I	I		*LAVSTO*			III	III	*TAECAP*			I	I
BROTEC			II	II	*LEGCAS*			II	II	*TEECOR*	II	II	I	II
CAMLUS			III	III	*LEOTAR*	IV	IV	I	II	*THAVIL*			I	I
CAPBUR	II	II			*LINSPA*	IV	IV	III	IV	*THYMAS*			I	I
CARHIR				IV	***LOGGAL***	II	II			*TOLBAR*	II	II	I	II
CARDIV	II	II			*LOGMIN*	II	II	II	II	*TRIANG*			IV	III
CARCOR	I	I	I	I	***LOLRIG***	I				*TRIARV*	IV	IV	III	III
CENTCAL			I		*LOPCRI*			I		*TRICAM*	III	IV	III	IV
CERBRA			I		*LUPHIS*	I		IV	IV	***TRICER***	II			
CERGLO	I	II			*MELCIL*				I	*TRICHE*	II	I	I	I
CERRAM	I	I	II	II	***MERPYR***	I	I			***TRIDUB***	III	IV	IV	
CERSEM	II	III	II	III	*MIBMIN*	II	II	II	II	*TRIGLO*	IV	IV	III	IV
CONARV			I	I	*MICTEN*	I		II	II	***TRIRES***	I			
CONBON			I		*MOEERE*	II	III	I	II	*TRISCA*	I	IV	I	
CORMIN	I		III	III	***MONOCO***	I	I			*TRISMY*	IV		I	
CORTEL			IV	IV	***MONMIN***	II	II			***TRISTRI***	IV	IV	IV	IV
CORCAN			II	IV	*MUSCOM*			I	I	*TRISTRC*	IV	IV		
CORFAS				II	*MYOSOT*	II	IV	II	II	***TRISUB***	II	II		
CRATIL	III	III	III	III	***ORNUMB***	I	I			***TRISUF***	IV	IV		
CRECAP	II	II	II	II	*ORNCOM*	I	I	IV	IV	***TRITOM***	I	I		
CRETAR			I	I	***ORNPER***	I				*TUBGUT*	III	III	III	III
CRUPED				IV	*PAPDUB*			I	I	*VALCAR*			I	II
CYNDAC	I	I	I	I	*PARLAT*	II	II	I	II	*VERARV*	II	II	II	II
CYTSCO			I	I	*PETNAN*	III	IV			*VERVER*	II	I	I	II
CHAMIX			I	I	***PLABEL***	I	I			*VICLAT*			I	I
CHENOP	IV	IV			***PLACOR***	I	II			*VICLUT*			I	I
CHOJUN			IV		***PLALAG***	I	II			***VIOKIT***		I		
DACGLO	I	I	II	III	***PLALAN***	I	I			*VULCIL*	I	II	II	II
DIPSER			I	I	***POAANN***	I	II			*VULMEM*	I			I
EROCICO	I		I		*POABUL*	I	III	I	III	*VULMUR*	II	II	III	III
EROCICU	II	II	I	II	*PSIINC*			II	II	*VULMYU*	I	I	II	II
EROVER	II	II	II	II	*PTEDIA*			I	I	*VULUNI*			I	
ERYCAM	I	II			*QUEILE*			I	I	*VULPIA*		IV		IV
ERYTEN			II	I	***RADLIN***	II	I							

CLASIFICACIÓN *C*: Tipo I: Transitorias estrictas. Tipo II: Transitorias *sensu lato* o Persistentes de corta duración. Tipo III: Persistentes de media duración. Tipo IV: Persistentes de larga duración.

Esta clasificación, producto de su pretendido mayor rigor en la asignación de estrategias, provocó un mayor número de discrepancias en estas asignaciones, tanto entre sistemas, como entre fechas para el mismo sistema. Concretamente, y para las especies clasificadas en ambos sistemas, los resultados de la primavera de 1996 mostraron 34 discrepancias (50,7% de las especies comunes), por 21 en el caso de los resultados de la primavera de 1997 (39,6%). Ninguno de los dos años manifestó ninguna dirección aparente de cambio en las estrategias de las especies, al cambiar de sistema.

En cuanto a las especies con estrategias asignadas los dos años, los pastizales y los matorrales mostraron el mismo número de discrepancias entre fechas, 24 cada uno, aunque quizá sea destacable el hecho de que los cambios de gran magnitud (aquellos que pasan de Tipo I a Tipo III o IV, y de Tipo II a Tipo IV, o viceversa), fueron escasos: 7 en los pastizales y sólo 2 en los matorrales. Visto de otra manera, esto quiere decir que 65 especies de los pastizales (el 58%) y 66 de los matorrales (el 55,5%) repitieron tipo de banco los dos años.

De todas las especies, sólo 19 (el 12%) presentaron un comportamiento fijo, independientemente del año o del sistema en que fueron muestreadas. Otras 8 especies (el 5,1%) presentaron 3 de 4 registros iguales.

5.3.1.4. Tipo de banco y extinción local por abandono del pastoreo

La tabla 5.3 muestra también aquellas especies que fueron detectadas en alguno de los muestreos de vegetación de los pastizales y que no lo fueron nunca en los matorrales. Se trata de 45 especies (marcadas en negrita en la tabla 5.3), de las que 36 especies mostraron en alguno de los dos años un comportamiento transitorio (Tipo I) o persistente de corta duración (Tipo II). De estas mismas 45 especies, otras 7, aunque no se encontraron en la vegetación de los matorrales, sí fueron detectadas en los bancos de semillas, todas con estrategia de persistencia de larga duración (Tipo IV). Cuatro de ellas (*H. europaeum, J. bufonius, R. papillaris* y *T. striatum*) pertenecían al grupo de especies que, independientemente del sistema o del año de muestreo, mostraron siempre el mismo tipo de banco de semillas; en este caso, persistente de larga duración (Tipo IV). Una quinta, *T. dubium*, presentó un comportamiento variable en los pastizales, aunque se correspondió a Tipo III en 1996 y Tipo IV en 1997. Las otras dos especies (*Euphorbia exigua* y *Sagina apetala*), mostraron un comportamiento Tipo II en los pastizales, los dos años de muestreo.

5.3.2. Relaciones de la persistencia con el peso de las semillas

Los resultados de las tres clasificaciones se han relacionado con la variable peso de las semillas. Se han utilizado los datos para 45 especies, cuyos pesos se han encontrado en la bibliografía consultada.

Tabla 5.4. Resultados del análisis de correlación de Spearman para la variable peso de las semillas, sobre los datos de Tipo de banco de semillas. Se presentan, de arriba abajo, el nº de casos, la r de Spearman y la p. En negrita, las correlaciones significativas, tras aplicar la corrección de Bonferroni. PR96PAST: Tipo de banco en pastizales, Primavera 1996. PR97PAST: Tipo de banco en pastizales, Primavera 1997. PR96MAT: Tipo de banco en matorrales, Primavera 1996. PR97MAT: Tipo de banco en matorrales, Primavera 1997.

	A	B	C
PR96PAST	29	38	38
	-0,251	-0,075	-0,279
	0,190	0,657	0,090
PR97PAST		35	35
		-0,148	-0,402
		0,396	**0,017**
PR96MAT	20	30	30
	-0,331	-0,269	-0,503
	0,154	0,150	**0,005**
PR97MAT		28	28
		-0,355	-0,532
		0,064	**0,002**

Como se puede apreciar en la tabla 5.4, la clasificación C fue la única que mostró una clara correlación con el peso de las semillas. En este caso, tres de las cuatro comparaciones posibles mostraron una correlación significativa, de tal manera que, al aumentar el peso, disminuyó la persistencia. El resto de clasificaciones no presentó ninguna correlación significativa.

5.3.3. Síntesis por grupos taxonómicos

La figura 5.6 muestra la síntesis por grupos taxonómicos de los resultados obtenidos tras aplicar la Clasificación *C*, utilizando los porcentajes medios de los dos años en estudio (1996 y 1997) para cada uno de los sistemas. Los cuatro grupos taxonómicos presentaron diferentes frecuencias de los distintos tipos de estrategias, tanto en los

pastizales (χ^2 = 48,99; p = 0,000) como en los matorrales (χ^2 = 58,63; p = 0,000). Como se puede comprobar en la figura 5.6, el grupo de las Gramíneas presentó preferentemente estrategias de Tipo I y II (transitoria y persistente de corta duración) en ambos sistemas, aunque en los pastizales se manifestaron especialmente de Tipo I. En estos últimos, tan sólo 1 especie de Gramíneas presentó estrategia de Tipo IV (persistente de larga duración).

El grupo de las Leguminosas mostró preferentemente porcentajes más altos en las clases de mayor persistencia (Tipos III y IV), aunque algunas especies de esta familia también presentaron estrategias claramente transitorias en los dos sistemas y en ambas fechas.

Los grupos de Otras Monocotiledóneas y Otras Dicotiledóneas manifestaron estrategias de todas las clases, especialmente en los pastizales pastoreados. En los matorrales sin pastoreo, el grupo Otras Monocotiledóneas sólo mostró estrategias estrictas de transitoriedad o de persistencia. Las primeras se corresponden con las Liliáceas perennes, mientras que en las segundas serían Juncáceas anuales, fundamentalmente *Juncus bufonius*. El grupo de las Otras Dicotiledóneas no mostró estrategias preferentes en ninguno de los dos sistemas.

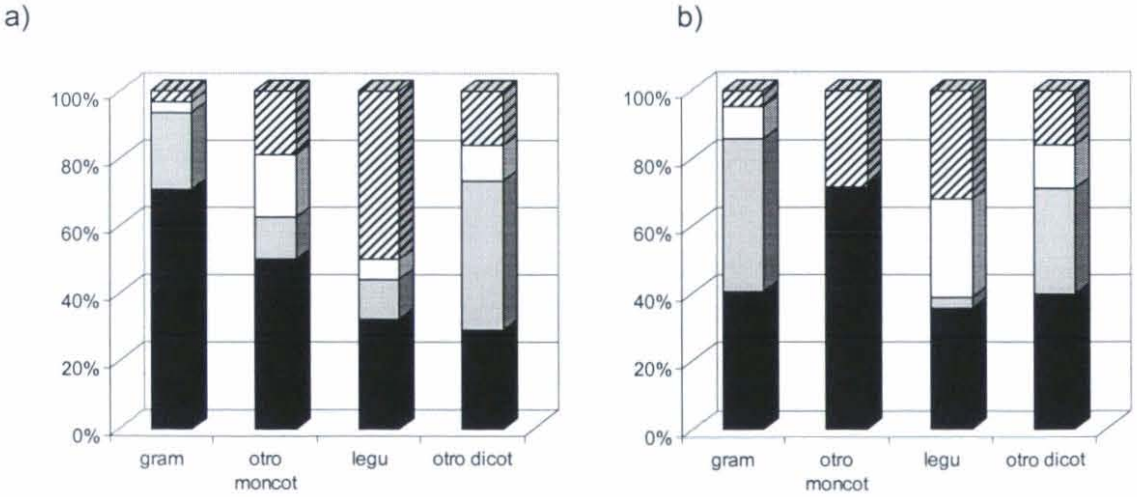


Figura 5.6. Porcentaje sobre el total de las estrategias asignadas mediante la Clasificación *C*, a cada grupo taxonómico, utilizando conjuntamente los datos de los dos años (1996 y 1997). **a)** Pastizales pastoreados, **b)** Matorrales sin pastoreo. Clave del eje de categorías: Gram = Gramíneas. Otro Monocot = Otras Monocotiledóneas. Legu = Leguminosas. Otro Dicot = Otras Dicotiledóneas. Clave del eje de valores: Negro = Transitorias estrictas. Gris = Transitorias *sensu lato* o Semipersistentes de corta duración. Blanco = Persistentes de duración media. Rayado = Persistentes de larga duración.

5.3.4. Relaciones banco de semillas-vegetación

5.3.4.1. Composición florística

La similitud cualitativa entre los distintos elementos del sistema analizados osciló alrededor del 35% para los pastizales y fue algo menor para los matorrales (tabla 5.5.a y 5.5.b).

Tabla 5.5. Medias de los índices de similitud de Jaccard entre parcelas: **a)** pastizales pastoreados y **b)** matorrales sin pastoreo. BSPR96 = Banco de semillas primavera 1996; BSOT96 = Banco de semillas otoño 1996; BSPR97 = Banco de semillas primavera 1997; VEG96 = Vegetación primavera 1996; VEG97 = Vegetación primavera 1997.

a) PASTIZALES PASTOREADOS

	VEG96	VEG97
BSPR96	0,278	0,303
BSOT96	0,436	0,447
BSPR97	0,304	0,321

b) MATORRALES SIN PASTOREO

	VEG96	VEG97
BSPR96	0,307	0,301
BSOT96	0,376	0,391
BSPR97	0,327	0,335

La matriz de similitud de Jaccard obtenida se utilizó también para realizar un escalado multidimensional para los dos sistemas en conjunto. La figura 5.6 muestra los resultados de dicho escalado, aunque, para facilitar la interpretación, se representan únicamente los centroides. En esta figura se puede comprobar que los dos sistemas se agrupan en dos subespacios bien diferenciados, pero que ambos mantienen un comportamiento similar en cuanto a la relación del banco de semillas con la vegetación.

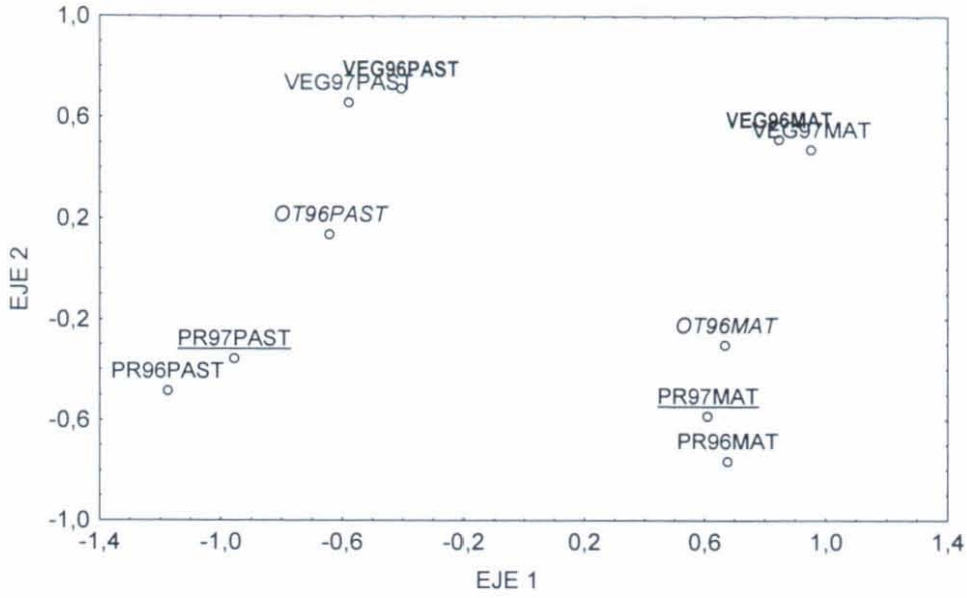


Figura 5.6. Escalado multidimensional de los centroides de banco de semillas de primavera 1996 (PR96), otoño (OT96) , primavera 1997 (PR97), vegetación 96 (VEG96) y 97 (VEG97), para pastizales pastoreados (PAST) y matorrales sin pastoreo (MAT).

En ambos casos se aprecia que las dos muestras de vegetación se encuentran muy cercanas en el espacio bidimensional (media del índice de Jaccard > 0,65 en los dos sistemas, ver capítulo 3), y las mayores distancias corresponden a la comparación de las muestras de vegetación con los bancos de primavera, especialmente con el de 1996, cuya similitud es más baja (índice de Jaccard alrededor de 0,3).

5.3.4.2. Similitud vegetación-banco de semillas, a diferentes escalas

Los pastizales presentaron valores de similitud significativamente superiores a los matorrales, en todas las comparaciones posibles y a todas las escalas de análisis (tabla 5.6 y figura 5.8). El factor Parcela [Zona] mostró diferencias significativas ($p<0,000$), revelando la alta variabilidad en los valores de similitud entre réplicas.

Tabla 5.6. ANOVA de medidas repetidas del efecto parcela, zona, escala de análisis y tipo de comparación sobre el índice de similitud de Jaccard. Este análisis se realiza anidando el factor parcela dentro del factor zona ($\alpha<0,05$) Datos transformados Log (x+1).

nº spp/parcela	g.l.	M.C.	F	p
Zona	1	0,448	19,987	**0,002**
Parcela [Zona]	8	0,022	19,264	**0,000**
Comparación	3	0,098	4,374	**0,042**
Escala	2	0,046	2,050	0,191
Zona x Comparación	3	0,018	0,792	0,532
Parcela [Zona] x Comparación	24	0,005	0,212	0,999
Zona x Escala	2	0,005	0,246	0,788
Parcela [Zona] x Escala	16	0,004	4,984	**0,000**
Comparación x Escala	6	0,002	0,088	0,996
Zona x Comparación x Escala	6	0,001	0,040	0,999
Parcela [Zona] x Comparación x Escala	48	0,001	0,030	1,000

Como se puede apreciar en la figura 5.8, las distintas escalas de análisis mostraron siempre valores muy similares (factor Escala; $p = 0,191$). Sin embargo, la interacción Parcela[Zona] x Escala sí resultó significativa ($p < 0,000$), por lo que se decidió efectuar un desglose del análisis de la escala, para cada sistema por separado.

Así, en un análisis efectuado *a posteriori*, los dos sistemas presentaron diferencias significativas en el factor Escala de análisis, si bien los pastizales mostraron un máximo claro en la escala de parcela, y un descenso significativo al aumentar la escala de análisis hasta sistema (tabla 5.7).

Los sistemas no pastoreados no presentaron diferencias significativas en los valores de similitud entre el banco de semillas y la vegetación entre las escalas de Unidad muestral y de parcela, mientras que estos dos sí fueron significativamente superiores que los valores de similitud a la escala de sistema (tabla 5.7).

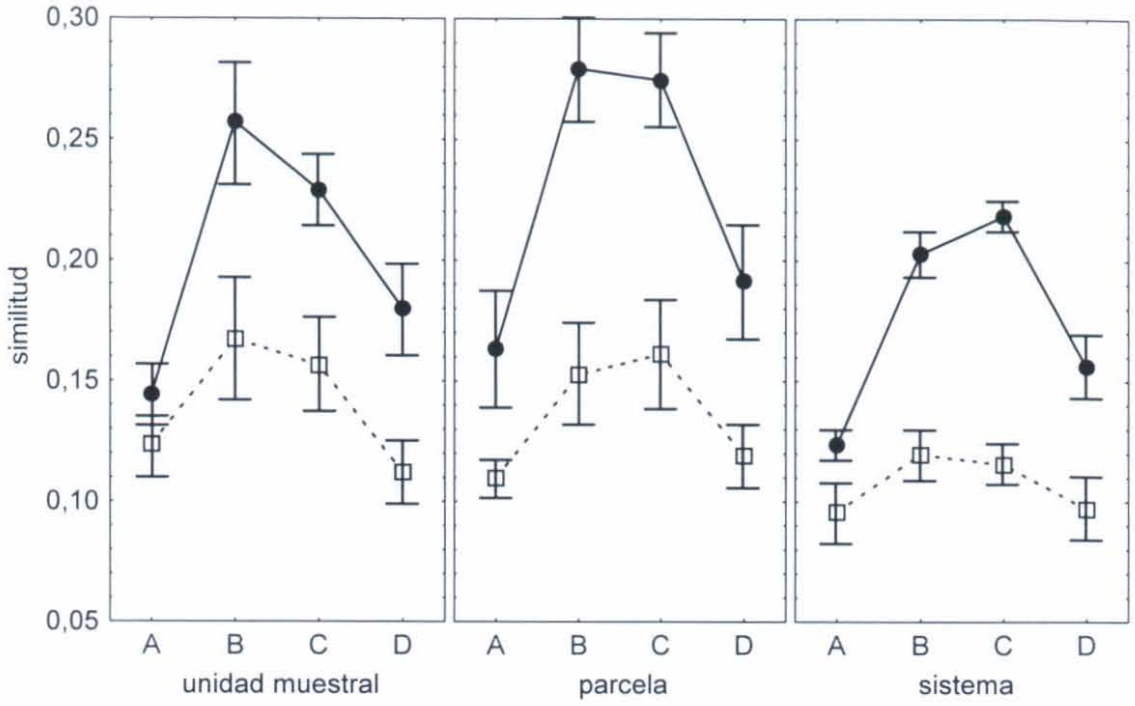


Figura 5.8. Media (± error típico) de los valores medios por parcela de similitud cualitativa, medida mediante el índice de Jaccard, a la escala de unidad muestral, de parcela y de sistema, para pastizales (círculo negro) y matorrales (cuadrado blanco), en las cuatro comparaciones efectuadas: **A)** Banco de semillas de Primavera 1996 *vs.* Vegetación de 1996. **B)** Banco de semillas de otoño de 1996 *vs.* Vegetación de 1996. **C)** Banco de semillas de otoño de 1996 *vs.* Vegetación de 1997. **D)** Banco de semillas de Primavera 1997 *vs.* Vegetación de 1997.

Tabla 5.7. Probabilidades para el test *a posteriori* de Tukey (Tukey HSD test), para el factor Escala, para datos transformados (Log (x+1)) de similitud entre banco de semillas y vegetación. **a)** Pastizales pastoreados. ANOVA 1 Vía: F=38,717; p<0,0000; **b)** Matorrales sin pastorear. ANOVA 1 vía: F=22,530; p<0,0000.

a)

	Unidad muestral	Parcela
Parcela	**0,001**	-
Sistema	**0,000**	**0,000**

b)

	Unidad muestral	Parcela
Parcela	0,718	-
Sistema	**0,000**	**0,000**

5.4. Discusión

5.4.1. Clasificaciones de los bancos de semillas

Como se ha comentado en la introducción, la clasificación de estrategias de persistencia más utilizada durante los últimos 20 años ha sido la propuesta por Thompson y Grime (1979), y que a lo largo de este capítulo se ha denominado Clasificación *A*. La aplicación de este método ha generado elevados porcentajes de persistencia en los dos sistemas (56% en los pastizales y 69% en los matorrales), resultados muy diferentes a los encontrados por Ortega (1994), utilizando el mismo sistema de clasificación, y comparando zonas pastoreadas y zonas excluidas experimentalmente del pastoreo durante tres años, en dehesas del Centro Peninsular: 65% transitorias; 21% semipersistentes; 11% persistentes, en zonas pastoreadas. 50% transitorias; 29% semipersistentes; 20% persistentes, en no pastoreadas. Estas discrepancias en las estrategias mayoritarias podrían ser debidas a fluctuaciones en la dinámica de los sistemas, con diferente número de semillas producidas, aunque es posible que intervengan también otros factores, como el diferente número de muestras de cada experimento, o problemas propios del método de clasificación. Thompson *et al.* (1997) comentaron que la aproximación "clásica" de Thompson y Grime (1979) sufre tres graves desventajas:

- Necesita de un conocimiento detallado de la dinámica estacional.
- Los tipos III y IV son los extremos de un continuo, pero la misma especie se puede comportar como tipo III o tipo IV en diferentes momentos y en diferentes sitios.
- Esta clasificación aporta poca información acerca de la longevidad de las semillas y de si serían capaces de persistir durante largos periodos de tiempo.

A estas consideraciones podrían sumarse otras, como que este sistema permite clasificar a un número relativamente bajo de especies, ya que no utiliza los datos de vegetación. Esto último hace que se tenga una visión reducida de la dinámica de la comunidad. El esfuerzo muestral de este sistema de clasificación es, asimismo, el doble que el de otros métodos, ya que necesita efectuar un seguimiento durante dos momentos del ciclo anual, involucrando además al banco de semillas de otoño, mucho más numeroso y diverso que los bancos de primavera utilizados en los otros dos sistemas de clasificación.

La Clasificación *B* dio resultados completamente diferentes a la primera clasificación, con altos porcentajes de transitoriedad en ambos sistemas (pastizales: 73% en 1996 y 69% en 1997; matorrales: 72% y 65%, respectivamente). Estas discrepancias tan evidentes entre las dos clasificaciones son debidas a los criterios utilizados para la asignación de estrategias. Así, debe recordarse que, para la Clasificación *B*, las especies transitorias son aquellas detectadas en la vegetación y no presentes en el banco del suelo, y también todas las especies con semillas en la parte superior de la sonda, siempre que no presenten semillas en la parte inferior. Sin embargo, esta segunda condición parece excesiva, ya que puede existir gran cantidad de especies que presentaran algún tipo de persistencia, sin que se encuentren semillas en la parte más profunda de la sonda. Además, las semillas presentes en el banco de primavera pueden ser transitorias de verano (especies poco frecuentes en estos sistemas, Ortega *et al.*, 1997), o bien pueden ser especies que persistan durante al menos un año en el banco, lo que, obviamente, les confiere algún tipo de persistencia.

La alta heterogeneidad del banco del suelo, especialmente en la parte más profunda (ver capítulo anterior), podría haber impedido la detección de todas las especies con semillas por debajo de los 5 cm. También es posible que se produzcan errores debidos a la no producción de semillas por una especie persistente, en un momento y un lugar determinados (Thompson *et al.*, 1997). Especies clasificadas como de tipo persistente según la clasificación *A* podrían haber sido asignadas a tipo transitorio según la clasificación *B*. El resultado final de esta clasificación es un número elevado de especies transitorias, superior al dado por Ortega (*obr. cit.*).

El tercer método de clasificación utilizado, o Clasificación *C*, se propone, en realidad, para completar las deficiencias que parece mostrar el sistema *B*. Este método utiliza los datos de banco y de vegetación, con lo que se amplia el espectro de especies clasificables por el método *A* y ahorra esfuerzo muestral, y diferencia claramente las especies transitorias de aquellas que presentan algún tipo de persistencia.

Esta clasificación evita la asignación de estrategias transitorias a especies que, casi con seguridad, podrían mantener sus semillas viables durante más de una temporada: aquellas especies que, detectadas en la vegetación, presentan también semillas en primavera, en la parte superficial del suelo. Ya se ha documentado que el banco de primavera se encuentra formado principalmente por especies de comportamiento persistente (Thompson y Grime, 1979; Ortega *et al.*, 1997), acumuladas en el suelo probablemente desde varias generaciones. Estas reservas de semillas tienen un significado adaptativo, ya que facilitan la persistencia de las especies en ambientes muy variables (Brown y Venable, 1986). Por supuesto, este método puede producir

fallos en la asignación de estrategias, aunque estos errores se producirían, probablemente, de una manera conservativa; es decir, asignando estrategias de persistencia de corta duración a especies que permanezcan viables durante largos periodos de tiempo.

Al igual que se ha comentado para el segundo método, la alta heterogeneidad y rareza de las muestras de suelo, especialmente en los matorrales, y de manera extraordinaria en la parte más profunda de ambos sistemas, hace que deban tomarse con precaución estos resultados: Cualquier especie podría presentar semillas en las capas más profundas del suelo y no haber sido recogida en los muestreos.

A pesar de estos razonamientos, la selección final de la clasificación *C* entre las tres presentadas podría seguir pareciendo arbitraria por lo que, antes de comentar las estrategias obtenidas con ella se discutirán los resultados de la relación peso de las semillas-persistencia.

5.4.2. Relación del peso de las semillas con la persistencia.

Habitualmente, los datos de persistencia se han utilizado para comprobar si el peso y la forma de las semillas permiten predecir con éxito la longevidad (ver p.e. Thompson *et al.*, 1993; Bakker *et al.*, 1996a; McDonald *et al.*, 1996; Bekker *et al.*, 1998c). Parece aceptado que semillas pequeñas se encuentran, en general, asociadas a tiempos largos de persistencia en el suelo, mientras que las semillas grandes adoptan un comportamiento más transitorio (citas anteriores). Por ejemplo, Bekker *et al.* (1998c), utilizando el método de clasificación de Thompson *et al.* (1997) concluyeron que la variable que mejor predecía la longevidad de las semillas era una combinación del peso de la semillas y de una expresión de su forma.

En este capítulo se ha pretendido, y aun a riesgo de pleonasmo, realizar el enfoque contrario, debido a los problemas que generaba la selección de un sistema de clasificación. De esta manera, y aceptando las premisas previas sobre peso de las semillas y longevidad, se trataba de comprobar cuál de las clasificaciones se adaptaba mejor a la relación peso-persistencia. Los resultados han mostrado que la clasificación *C* fue la única que mostró una correlación negativa significativa, de tal manera que, a mayores valores de peso de las semillas, menor persistencia. A pesar de que sólo se dispusiera de datos de peso para 45 especies, aspecto que, sin duda, puede ser mejorado, y por lo que se deben tomar estos resultados con precaución, sirva este

ejemplo como base para apoyar la decisión de seleccionar la tercera clasificación como la más útil para describir los sistemas en estudio.

5.4.3. Especies transitorias-especies persistentes

Si se selecciona la Clasificación *C* como la más adecuada para los sistemas en estudio, algunas preguntas deben ser contestadas. Por ejemplo: ¿Por qué es este método el que genera más discrepancias, tanto entre fechas, como entre sistemas? La respuesta es complicada, aunque algunas hipótesis pueden ser elaboradas al respecto.

En primer lugar, asoma una justificación metodológica: Esta clasificación, al utilizar de manera más fina, o detallada, los datos de banco y de vegetación, puede sufrir variaciones al aumentar la heterogeneidad de los sistemas. Esto se hace especialmente patente al utilizar los datos procedentes de la parte profunda de la sonda, que son especialmente heterogéneos y las especies incrementan su rareza. De esta manera, una especie rara puede experimentar cambios en la asignación aunque no sufra cambios reales de estrategia. La desaparición de una especie de las muestras de vegetación en el segundo año, y que sí estaba presente el anterior, haría aumentar inmediatamente el grado de persistencia (siempre que se encontrara en el banco de semillas). Un año particularmente bueno climáticamente (como puede ser 1996, ver capítulo 2), puede provocar una mayor producción de semillas, facilitando su detección y, por lo tanto, su asignación a una categoría de persistencia. Esta variación sería de mayor entidad en aquellos sistemas sometidos a fuertes perturbaciones. De hecho, y aunque las discrepancias entre fechas son 24 para ambos sistemas, los pastizales mostraron 7 cambios grandes de estrategia (con cambios de clase de dos o tres saltos), que los matorrales, que sólo sufrieron 2 cambios de este tipo. En cualquier caso, estos problemas no son atribuibles a las especies frecuentes. Además, este tipo de problemas metodológicos serían aplicables también a la clasificación *B*.

Por otro lado, estas discrepancias podrían deberse a una variación natural de la estrategia de persistencia en muchas especies. En palabras de Harper (1977): "[...] asignar a una especie un único requerimiento de germinación puede ser peligroso", y variaciones de hábitat o de condiciones ambientales podrían generar cambios en los comportamientos germinativos-latentes de muchas especies. Además, este tipo de resultados no son por completo novedosos (ver, p.e.: Ortega *et al.*; 1997).

Si una especie puede presentar variabilidad interanual de su estrategia de persistencia dentro de un mismo sistema, parece aún más probable que ocurra al cambiar de sistema. De hecho, las especies comunes presentaron 34 discrepancias en sus estrategias en el año 1996 (con 11 saltos de dos o más clases), y 21 en el año 1997 (con 9). Algunas especies parecieron propensas a variar de estrategia entre sistemas. *Aphanes microcarpa* mantuvo la estrategia entre años, pero cambió entre sistemas (de Tipo III en los pastizales a Tipo II en los matorrales). *Herniaria hirsuta* pasó de Tipo III en los pastizales, los dos años, a Tipo IV en los matorrales, también los dos años. *Jasione montana* mantuvo también la estrategia entre fechas, pero cambió entre sistemas (de Tipo I en los pastizales a Tipo III en los matorrales). *Ornithopus compressus* pasó de Tipo I a Tipo IV. *Rumex acetosella* lo hizo de Tipo II a Tipo IV. *Spergula pentandra*, de Tipo II a Tipo I. *Trifolium arvense*, de Tipo IV a Tipo III. *Vulpia muralis*, de Tipo II a Tipo III, y *V. myuros*, de Tipo I a Tipo II.

Pero se detectaron aún más cambios: *Anthyllis lotoides* cambió de tipo IV (1996) a Tipo I (1997) en los pastizales, mientras que en los matorrales se mantuvo con Tipo III los dos años. *Brassica barrelieri* cambió de manera alterna (de Tipo I a Tipo II, en los pastizales, y al revés en los matorrales). Y la lista continúa. Así pues, muchas especies mostraron variabilidad interanual e intersistemas en su estrategia de persistencia, por lo que ésta puede depender de muchas variables (Harper, 1977; Baskin y Baskin, 1989). Las fuentes principales de variación en los resultados dispares han sido atribuidas al tipo de suelo, la profundidad de enterramiento y el grado de perturbación (Thompson *et al*, 1997). De estos tres, el primero parece relativamente poco importante en este caso, pero los otros dos pueden afectar significativamente a los resultados (Ortega *et al.*, 1997; Thompson *et al.*, 1997; Peco *et al.*, 1998b). En cualquier caso, estas son hipótesis que deberán ser contempladas en futuros trabajos.

Se debería hacer algún comentario acerca de las especies que presentaron siempre el mismo tipo de banco, independientemente del sistema o de la fecha de muestreo. Algunas de ellas, como *Alyssum granatense*, *Bromus hordeaceus*, *Carlyna corymbosa*, *Cynodon dactylon*, *Evax carpetana* y *Ranunculus paludosus* mostraron siempre un comportamiento transitorio estricto, lo que significa que nunca fueron detectadas en los bancos de semillas de primavera y que su viabilidad es menor de un año. Esto es característico de especies cuyas semillas carecen de cualquier tipo de latencia, por lo que si no encuentran las condiciones para germinar, pierden rápidamente la viabilidad (Harper, 1977).

Seis especies (*Crepis capillaris*, *Erophila verna*, *Filago lutescens*, *Galium parisiense*, *Logfia minima* y *Mibora minima*) presentaron siempre un banco de tipo II, lo que se ha

denominado Transitorio *sensu lato*, o Persistente de corta duración, al menos superior a un año. Esto quiere decir que en todas las ocasiones fueron encontradas en la vegetación y en la parte superficial del banco de semillas de primavera. Como se ha comentado anteriormente, no se descarta la posibilidad de que alguna de estas especies pudiera permanecer más tiempo viable en el suelo, pero, como mínimo, mantienen la capacidad germinativa por tiempo superior a una temporada.

Tres especies muy abundantes en la vegetación y en las muestras de suelo, *Crassula tillaea*, *Spergularia purpurea* y *Tuberaria guttata*, mostraron siempre un banco tipo III, o persistente de duración media (superior a 1 año e inferior a 5, según Thompson *et al.*, 1997). Esto significa que, aunque presentes en las capas inferiores del suelo, sus densidades fueron mucho mayores en superficie. Estas especies parecen disponer de semillas que, si sufren procesos de enterramiento, adquieren latencias secundarias (Fenner, 1985), aunque la mayor parte de las semillas producidas la temporada anterior germinan o pierden la viabilidad rápidamente.

Por último, sólo cuatro especies (*Andryala integrifolia*, *Heliotropium europaeum*, *Juncus bufonius* y *Trifolium striatum*) presentaron siempre un banco de tipo IV, o persistente de larga duración. Estas especies que, o bien mantuvieron densidades muy altas de semillas en la capa inferior del suelo, en comparación con la capa superior, o bien sólo presentaron semillas en profundidad – es el caso de *T. striatum* -, deben tener semillas durmientes o latentes con mecanismos de protección que las hagan capaces de permanecer en el suelo durante largos periodos de tiempo.

5.4.4. Sistemas transitorios-sistemas persistentes

Gran parte de este capítulo se ha desarrollado desde un marco puramente metodológico, lo que no debe extrañar, debido a los problemas que se siguen planteando actualmente para la selección de criterios adecuados de clasificación de la persistencia de las semillas. Pero el objetivo último que se perseguía con este capítulo era intentar definir un comportamiento base para cada uno de los sistemas, y establecer las posibles diferencias en la dinámica de cada uno de ellos.

La existencia en primavera de semillas viables en el suelo de los dos sistemas en estudio indica, de manera directa, que tanto las zonas pastoreadas como las no pastoreadas mantienen un banco persistente. Las diferentes densidades de semillas, así como sus posibles causas, se han analizado y discutido en el capítulo anterior. Sin embargo, y según los resultados de la Clasificación *C*, la mayoría de las especies de

ambos sistemas presentan un banco de tipo I o II (Transitorio estricto o Transitorio *sensu lato*). Estas estrategias se han relacionado con hábitats de sequía y perturbación impredecibles, o con aquellos en los que las semillas no profundizan, y germinan en cuanto llega el otoño (Roberts, 1981; Ortega, 1994), lo que debe ser la dinámica principal en los dos sistemas estudiados.

Los bancos de semillas persistentes, por el contrario, se han encontrado frecuentemente en comunidades dominadas por especies perennes, con pocos huecos aptos para la germinación (Grubb, 1988; Parker *et al.*, 1989), o en hábitats sin perturbaciones (Thompson, 1992; Thompson *et al.*, 1997), aunque también han sido detectados en pastizales mediterráneos de anuales (Bartolome, 1979; Young *et al.*, 1981; Russi *et al.*, 1992; Ortega *et al.*, 1997), lo que puede resultar una adaptación a la impredecibilidad de las perturbaciones, bien sean climáticas o de otro tipo.

Ortega *et al.* (1997) mostraron que en las zonas no pastoreadas hay mayor número de especies con bancos persistentes que en las zonas pastoreadas, aunque su trabajo se realizó bajo condiciones experimentales de abandono a corto plazo con clausura para herbívoros y un considerable incremento de la bio y necromasa. En este estudio no se han encontrado estas diferencias atribuibles al cambio de uso del suelo, aunque los porcentajes encontrados fueron relativamente similares a los expuestos en el citado trabajo. Sin embargo, y al igual que en el caso de estos investigadores, los pastizales presentaron grandes diferencias en densidad de semillas entre los bancos de otoño y los de primavera, lo que muestra que existe un enorme proporción de semillas con características transitorias. En el caso de los matorrales, y como ya se ha expuesto varias veces a lo largo de esta discusión y en capítulos precedentes, existe escasa variación en la densidad de semillas entre otoño y primavera, lo que haría pensar en un sistema fuertemente persistente. Sin embargo, la baja similitud entre las muestras de banco de semillas de otoño y primavera (capítulo 4) y la puntualización imprescindible de que no es lo mismo hablar de porcentaje de especies que de porcentaje de semillas, parecen apuntar hacia un comportamiento similar al de las zonas pastoreadas, con alta transitoriedad en la mayoría de las especies y con un componente persistente que garantiza la respuesta ante cambios ambientales o sucesos catastróficos (Levassor *et al.*, 1990; Marañón, 1998).

Por último, debe hacerse una mención a los grupos taxonómicos. Tanto pastizales como matorrales presentaron una distribución por grupos taxonómicos muy similar. En ambos sistemas, las Gramíneas presentaron estrategias transitorias o persistentes de corta duración, algo ya observado anteriormente (Chippindale y Milton, 1934; Champness y Morris, 1948; Roberts, 1981; Rice, 1989; Peco *et al.*, 1998b). Tan sólo

Corynephorus canescens, en los matorrales, presentó estrategia persistente de larga duración, ya que, aunque *Vulpia spp.* también la mostró, podría ser debido a la presencia de diferentes especies del mismo género. Otra familia que presentó casi siempre estrategias transitorias fue la de las Liliáceas (dentro del grupo Otras Monocotiledóneas), geófitos perennes que no suelen formar bancos de semillas (Thompson, 1992). Por otro lado, Leguminosas y Juncáceas (estas últimas dentro del grupo Otras Monocotiledóneas) presentaron estrategias persistentes, algo ya asumido por abundante literatura (Roberts, 1981; Young *et al.*, 1981; Baskin y Baskin, 1989; Bekker *et al.*, 1997; Peco *et al.*, 1998b), aunque también mostraron frecuentemente bancos transitorios.

5.4.5. Utilidad en la restauración de pastizales

En cuanto a las 45 especies presentes en la vegetación de los pastizales y no encontradas en la vegetación de los matorrales, la gran mayoría de ellas no se detectaron en las muestras de banco de semillas de las zonas no pastoreadas. Sólo 7 especies presentaron semillas, y todas con densidades muy bajas (menores de 32 semillas/m^2), excepto *Juncus bufonius* (ver Anexo 2). Estas siete especies presentaron estrategias de persistencia de larga duración, con semillas en la parte inferior del suelo (por debajo de 5 cm). De acuerdo con Thompson *et al* (1997), estas especies serían restos del pastizal primigenio y presentarían semillas capaces de sobrevivir varias décadas, o habrían llegado por medios dispersivos no ligados al ganado (que está ausente en los matorrales), especialmente el viento. Esta, y otras medidas de los vectores de dispersión, se presentan en capítulos posteriores.

El banco de semillas se ha considerado como un instrumento útil para la restauración de especies o de sistemas ricos en especies (Milberg y Hansson, 1994; McDonald, 1993). Sin embargo, la observación detallada de los resultados no permite extraer conclusiones positivas al respecto. El banco de semillas de los matorrales no contiene especies ni propágulos suficientes para llevar a cabo una conveniente restauración de los pastizales, si ese fuera el objetivo. Otros autores han mostrado resultados similares; por ejemplo, Bekker *et al.* (1997), en un estudio de bancos de semillas de pastizales templados del Norte y del Centro de Europa, encontraron pocas especies con estrategias persistentes de larga duración, por lo que predijeron que no era posible la restauración de pastizales a partir únicamente del banco del suelo (ver también Dutoit y Alard, 1995; McDonald *et al.*, 1996).

5.4.6. Similitud vegetación-banco de semillas

En general, el banco de semillas reflejó pobremente la vegetación que se dispone sobre él. Los pastizales mostraron una similitud entre los bancos de semillas y la vegetación algo superior a la de los matorrales, aunque en los dos sistemas se debe considerar baja, algo ya expuesto en trabajos similares (Pierce y Cowling, 1991; Milberg y Hansson, 1994; Dutoit y Alard, 1995; Looney y Gibson, 1995; Mariño *et al.*, 1998; ver, sin embargo, Jutila Erkkilä, 1998). Peco *et al.* (1998b) encontraron valores de similitud entre la vegetación y el banco de semillas más altos que los aquí expuestos, aunque tampoco encontraron diferencias relacionadas con el uso ganadero.

Estos resultados reflejan la discrepancia entre las especies presentes en la vegetación y las de los bancos de semillas. En los bancos del suelo aparecen semillas de especies que, probablemente, encontraron las condiciones adecuadas para germinar y producir semillas en años anteriores, a lo mejor muchas temporadas atrás. Los bancos mantienen así una memoria de las fluctuaciones ambientales que no se detecta en la vegetación (Marañón, 1998). Los análisis efectuados con el coeficiente de correlación de Spearman para contrastar si las especies más abundantes en la vegetación eran las que más contribuían a los bancos otorgaron valores algo más altos, pero tampoco significativos, por lo que parece que se produce un cambio de importancia relativa entre las especies más abundantes en uno y otro compartimento (Jutila Erkkilä, 1998), aunque podrían existir efectos derivados de la tendencia de las semillas a la agregación, así como de la influencia de las especies de frecuencias más bajas (Lavorel *et al.*, 1991).

Los mayores valores de similitud se obtuvieron al comparar los bancos de otoño con las muestras de vegetación, especialmente en los pastizales. Este resultado, parecido a lo encontrado por Looney y Gibson (1995) y Peco *et al.* (1998b), muestra la relación directa entre la vegetación productora de semillas (1996) y el banco que las recoge, y entre este mismo banco y la vegetación que proviene de él (1997). En general, la similitud entre la vegetación y los bancos del suelo depende, en gran medida, de la fecha de muestreo de estos últimos (Rice, 1989; Peco *et al.*, 1998b). La composición florística es muy fluctuante entre subsistemas (vegetación-banco), aunque destaca que la variabilidad de los bancos de semillas entre sí es incluso mayor que la de la vegetación, lo que puede deberse a la naturaleza de los datos de bancos de semillas, más dispersos y heterogéneos. La escasa similitud entre la vegetación y el banco de semillas debe estar en relación, también, con lo expuesto anteriormente acerca de las

estrategias de persistencia de las especies. Así, una especie transitoria estricta no presentará semillas en el banco de primavera, aunque sí se encontrará en la vegetación (es el caso de las Liliáceas o de muchas especies de Gramíneas, antes comentado). La abundancia de especies con tipo I (Transitorio estricto) hace que las muestras de vegetación y las de banco de primavera se asemejen poco. Por supuesto, otra gran parte de las especies en ambos sistemas adopta algún tipo de persistencia, por lo que especies no detectadas en la vegetación podrían encontrarse en el banco desde varias temporadas antes.

Por otro lado, el análisis de la similitud a distintas escalas espaciales entre las muestras de los bancos de semillas y la vegetación ofreció diferencias significativas entre sistemas, siendo mayor en los pastizales. La mayor similitud a todas las escalas de los pastizales podría relacionarse con la mayor homogeneidad espacial de la vegetación de estos sistemas, en los que el ganado realizaría una función de *mezclado* u homogeneizado, que no se efectúa en los matorrales. Esto se detecta especialmente porque los pastizales mostraron los valores más altos de similitud a la escala intermedia, la de parcela. Los patrones de similitud entre el banco de semillas y la vegetación pueden variar al cambiar la escala de análisis (Lavorel *et al.*, 1991; Looney y Gibson, 1995), y la distribución espacial de las semillas del suelo debería hacerse más similar a la de la vegetación al aumentar la escala (Bigwood y Inouye, 1988).

CAPÍTULO 6. DISPERSIÓN DE SEMILLAS A CORTA DISTANCIA: LA LLUVIA DE SEMILLAS

6.1. Introducción

Uno de los factores que influyen en la composición y dinámica de las comunidades vegetales es la lluvia de semillas (Collins y Uno, 1985; Peart, 1989a) entendida como aquellas semillas que se incorporan al banco del suelo, bien desde la planta madre, bien tras un proceso dispersivo de pequeña distancia (Louda, 1989). La lluvia de semillas depende fundamentalmente de la densidad de plantas y de la producción de semillas por individuo, aunque también intervienen otros factores como la altura y distancia de la fuente de emisión, la capacidad dispersiva de la semilla y la actividad de agentes secundarios como agua, viento, animales, etc. (Harper, 1977; Louda, 1989; Willson, 1992).

A pesar de su importancia como agente modelador del banco de semillas del suelo y consecuentemente de la vegetación, la lluvia de semillas es un proceso poco estudiado hasta el momento, al menos a escala de comunidad y especialmente en sistemas ricos en especies como los pastizales mediterráneos (Willson, 1992). Se han realizado algunos trabajos en bosques (Wagner, 1965; Booth y Larson, 1998) y en pastizales de perennes (Rabinowitz y Rapp, 1980), pero existen pocos estudios en pastizales de anuales (ver p.e.: Hobbs y Mooney, 1985; Peart, 1989a) que relacionen la densidad local de la lluvia de semillas con la abundancia local de la vegetación y menos aún con las densidades de semillas en el banco del suelo. Por supuesto, el recubrimiento de la vegetación no depende únicamente de la recarga o lluvia de semillas de la temporada previa, sino que radica también en el banco de semillas del suelo, cuya distribución espacial puede diferir de la que muestre la lluvia de semillas. Esto es debido a que el banco del suelo está formado por la lluvia de semillas de varios años, y a la heterogeneidad espacial (Peart, 1989a) y temporal (Espigares y Peco, 1993) de los factores que afectan a la viabilidad y la germinación de las semillas.

Probablemente, una de las principales dificultades para el estudio de la lluvia de semillas y la recarga del banco del suelo, incluso cuando se analiza una única especie, consiste en diferenciar las semillas producidas durante una temporada de aquellos propágulos que ya estaban anteriormente en el suelo (Harper, 1977). Por supuesto,

los análisis son más complejos cuando muchas especies coexisten e intervienen otros factores como predadores, herbívoros o perturbaciones de cualquier tipo (Peart, 1989a).

Algunas de las aproximaciones utilizadas para evaluar la importancia de la lluvia de semillas a escala de comunidad han sido análisis indirectos, en los cuales se recoge la variación de la densidad de semillas y de la composición específica entre dos momentos, primavera (previo a la fase de fructificación) y otoño (previo a la germinación) (Thompson y Grime, 1979; Levassor *et al.*, 1990; Traba *et al.*, 1996; Ortega *et al.*, 1997). No obstante, estos datos no permiten diferenciar la fracción exacta correspondiente a la lluvia de semillas de ese mismo año, de las semillas viables que han permanecido en el suelo más de una temporada.

Con el fin de cuantificar la lluvia de semillas de manera más directa, algunos trabajos han utilizado trampas específicas para semillas, como papeles adhesivos (Rabinowitz y Rapp, 1980; Hobbs y Mooney, 1985; Peart, 1989a; Booth y Larson, 1998), cajas con mallas (Williams, 1990), embudos de captura con bolsas en el fondo (Schott, 1995) o combinaciones de estas técnicas (Kollman y Goetze, 1998). Estas metodologías buscan evaluar la lluvia de semillas total producida por una especie o una comunidad, tratando de evitar los procesos de depredación postdispersiva y/o dispersión secundaria, pero no son siempre efectivas o apropiadas para especies con semillas pequeñas y, en algunos casos, resultan ser métodos propensos a la depredación (Schott, 1995). Para estimar la lluvia total de semillas, evitando la acción de predadores, Jackel y Poschlod (1994) utilizaron embudos de diferente diámetro, cubiertos por una malla anti-micromamíferos.

En cualquier caso, estas metodologías son adecuadas para evaluar la importancia relativa de la lluvia de semillas en el conjunto de la comunidad, lo que se relaciona con la producción de propágulos de la vegetación establecida. Sin embargo, al alterar los procesos posteriores a la caída de las semillas, como la depredación o la dispersión desde el suelo, no cuantifican la acumulación real de semillas al banco del suelo, ni permiten establecer una relación de causalidad entre la vegetación productora de semillas, la lluvia de las mismas, el banco del suelo y la vegetación producida en la siguiente temporada (Kollman y Goetze, 1998).

El trabajo que se desarrolla en este capítulo tiene por objeto conocer la tasa de recarga anual de los bancos del suelo, procedente de la lluvia de las semillas producidas en una temporada, desde el principio de la primavera, momento en que sólo permanecen en el suelo las semillas persistentes (*sensu* Thompson y Grime,

1979), hasta el momento previo a la germinación otoñal, sin evitar los procesos naturales de consumo o depredación y/o dispersión que sufren las semillas una vez separadas de la planta madre. Se intenta, además, evaluar la importancia del proceso de la lluvia de semillas en la dinámica anual de dos comunidades vegetales que difieren en el uso ganadero: pastizales pastoreados y matorrales sin pastoreo. Al integrar los muestreos de lluvia de semillas en el diseño general de seguimiento de la vegetación y del banco del suelo se pretendía establecer las relaciones entre estos subsistemas.

Como objetivos concretos se planteó dar respuesta a las siguientes preguntas:

* ¿Cuántas semillas y especies se encuentran se aportan en un ciclo anual al banco de semillas de los pastizales y de los matorrales? ¿Existen diferencias entre sistemas en la cantidad y composición florística de esas semillas?

* ¿A qué especies en concreto pertenecen las semillas presentes en la lluvia? ¿Existen diferencias en la densidad de semillas de las especies comunes a ambos sistemas? ¿Existen tendencias de agregación de las semillas en algunas de esas especies?

* ¿Qué relación mantiene la lluvia de semillas con la vegetación productora de esas semillas...? ¿...y con el banco de otoño, receptor de esas semillas?

6.2. Materiales y Métodos

6.2.1. Toma de muestras y tratamiento

En las cinco parcelas de 10x10 m seleccionadas en cada zona, junto a los cuadrados permanentes establecidos para el control de la vegetación, se dispusieron 20 tubos de PVC (diámetro interior = 4cm; profundidad = 10cm; n total = 200) rellenos de arena de río libre de semillas y compactada para evitar filtraciones de las semillas. Los tubos se colocaron en los mismos huecos provocados por la extracción de sondas del banco de semillas de primavera. Como ya se ha comentado anteriormente, el muestreo del banco de primavera se efectuó en el mes de febrero de 1996, antes de la floración.

Los tubos se mantuvieron en el campo durante toda la temporada de floración y fructificación. En el mes de septiembre del mismo año, antes de la temporada de germinación, y coincidiendo con la extracción de las sondas del banco de otoño, se extrajo la arena de los tubos hasta los primeros cinco centímetros de profundidad, colocándola en bolsas de papel que se trasladaron al laboratorio, donde se extendieron y secaron durante un día. Posteriormente fueron instaladas en el invernadero, donde inmediatamente se inició el proceso de germinación. El método de germinación fue el mismo que para las muestras de banco de semillas (ver capítulo 2 y Traba *et al.*, 1998), con la excepción de un pequeño suministro de nutriente líquido en el primer riego. Para comprobar la esterilidad de la arena utilizada se colocaron cuatro potes control, que no registraron ninguna germinación. Este elemento de control sirvió, además, para comprobar la ausencia de contaminaciones en el invernadero.

Las muestras se cultivaron durante dos ciclos vegetativos completos, desde septiembre de 1996 hasta mayo de 1998, con una interrupción de riego durante el mes de agosto de 1997, tras comprobar que no se había producido ninguna germinación durante todo el mes anterior. En septiembre se reinició el proceso, con remoción y escarificado de la costra de suelo creada tras la sequía.

Otros trabajos han utilizado métodos similares con el mismo objetivo (Archibold, 1980; Baalen, 1982), recomendándose la colocación de muchas trampas de pequeño tamaño para recoger la lluvia de semillas de especies herbáceas de escasa talla y de dispersión autógena (Kollman y Goetze, 1998). Jackel y Poschlod (1994) utilizaron embudos enterrados de diferente tamaño, para estimar la llegada de semillas en

función del área de captación, obteniendo mejores resultados con las trampas de menor tamaño. Con el método utilizado en este trabajo, de relativamente bajo coste material y de implantación, se recogen semillas dispersadas por gravedad (autocoria) desde pequeñas distancias (Kollman y Goetze, 1998), aunque no de descartan semillas dispersadas a larga distancia. Los procesos de dispersión a larga distancia (exozoocoria, endozoocoria y anemocoria) se analizan en detalle en capítulos posteriores de este volumen, utilizando técnicas específicas para la captura de semillas. En cuanto a las posibles pérdidas de semillas por escorrentía superficial, estas deben de ser de poca entidad en zonas de topografía llana como la que ocupa el presente trabajo, ya que en laderas semiáridas se ha estimado una pérdida de semillas por escorrentía superficial de apenas el 12,5% (García-Fayos *et al.*, 1995). Primack y Miao (1992), en un experimento de siembra controlada de semillas en campo encontraron las plántulas exactamente en el mismo lugar en donde habían sido depositadas meses o incluso años antes, por lo que concluyeron que la movilidad postdispersiva es muy escasa, o nula.

6.2.2. Análisis estadísticos

Para conocer las diferencias entre sistemas en la cantidad de semillas y en la composición florística se han utilizado los valores totales se semillas por parcela, la riqueza total por parcela y la riqueza media por parcela y sonda. Las comparaciones se han realizado mediante el test de la U de Mann-Whitney, muy potente para números muestrales bajos (Siegel y Castellan, 1995), debido a la ausencia de homocedacticidad, incluso tras transformaciones de los datos.

Para analizar las diferencias a un nivel específico, se ha comparado la densidad de semillas por parcela de las especies presentes en los dos sistemas mediante un test de la U de Mann-Whitney. También se ha calculado la agregación de semillas, mediante la razón varianza/media (Kershaw, 1973), para aquellas especies presentes en los dos sistemas. Estos datos de agregación se han utilizado para realizar comparaciones entre sistemas, mediante el test de la U de Mann-Whitney (sólo con las especies que presentaron más de cuatro datos por sistema).

Para establecer comparaciones entre la densidad de semillas en la lluvia de semillas y los bancos de semillas de otoño y de primavera de 1996, se ha utilizado un análisis de ANOVA de 1 vía (datos transformados Log (x+1), Sokal y Rohlf, 1979) para cada sistema por separado. A este análisis se le realizó una comparación *a posteriori* mediante el test HSD de Tukey (Sokal y Rohlf, 1979).

Las relaciones cualitativas entre la lluvia de semillas, la vegetación y los bancos del suelo se han analizado mediante el índice de similitud de Jaccard. Este índice se utilizó también para establecer la similitud entre la lluvia de semillas y la vegetación, a diferentes escalas espaciales (unidad muestral, parcela y sistema). Cada muestra de lluvia de semillas se comparó con la muestra de vegetación adyacente (escala de unidad muestral), con una de la misma parcela, elegida al azar (escala de parcela) y con una del mismo sistema, exceptuando la misma parcela, elegida también al azar (escala de sistema). Estos valores fueron comparados mediante un test de ANOVA anidado, de medidas repetidas, con objeto de conocer las diferencias entre sistemas en la similitud entre la lluvia de semillas y la vegetación, a diferentes escalas espaciales.

Para comprobar si las especies que más contribuyeron a la lluvia de semillas se correspondían con las que fueron más abundantes en la vegetación de 1996 y 1997, se ha utilizado el índice de correlación de Spearman (Sokal y Rohlf, 1979). Esto mismo se ha realizado para los valores de lluvia de semillas y banco de otoño.

También se han efectuado escalados multidimensionales de la matriz de correlación de Spearman, calculada con los datos de densidad de semillas por especie en la lluvia, en los bancos del suelo de otoño y con los datos de cobertura de la vegetación (1996 y 1997). Estos últimos se calcularon sumando para cada especie y parcela los valores de cobertura, tras haber transformado cada clase de cobertura en porcentaje (la mediana del intervalo de cada clase; ver detalles en capítulo 3).

6.3. Resultados

6.3.1. Descripción general de la lluvia de semillas

Las muestras de lluvia de semillas presentaron gran cantidad de semillas germinables de un alto número de especies. En las 200 sondas colocadas al efecto se han contabilizado un total de 4.953 semillas pertenecientes a 91 especies diferentes (tabla 6.1).

Tabla 6.1. Semillas germinadas y número de especies aparecidas en las muestras de arena estéril para el seguimiento de la lluvia de semillas en los dos sistemas en estudio. Bajo el dato de semillas germinadas se presenta entre paréntesis el que correspondería a 1 m^2. También se presenta el denominado *pool* local de especies (número total de especies recogidas en los muestreos de vegetación + banco de semillas)

	PASTIZALES		MATORRALES	
	LLUVIA	*POOL* LOCAL	LLUVIA	*POOL* LOCAL
nº semillas	3.459		1.494	
	(27.518)		(11.885)	
nº especies	70	116	56	116

Como se puede apreciar en la tabla 6.1, las 3.459 semillas, correspondientes a 70 especies, germinadas en las muestras de lluvia de semillas de los pastizales equivalen al 60,34% del total de especies aparecidas en todos los muestreos de vegetación + banco, lo que se puede considerar el *pool* local de especies (116).

En la lluvia de semillas de los pastizales se recogieron 4 especies que no fueron detectadas en la vegetación del año 1996, las cuatro con densidades muy bajas. 35 especies de las presentes en las muestras de vegetación no estuvieron presentes en las muestras de la lluvia. El 80% de ellas fueron especies de aparición esporádica en la vegetación (menor o igual del 10%).

En las muestras correspondientes a la lluvia de semillas de los matorrales aparecieron 1.494 semillas de 56 especies, lo que equivale al 48,28% de las especies presentes en el *pool* local, que es de la misma magnitud que el de los pastizales (116). Sobre la significación de estos resultados se hará hincapié posteriormente.

La lluvia de semillas de los matorrales presentó 3 especies, con densidades muy bajas, que no fueron detectadas en la vegetación. De todas las especies encontradas en las muestras de vegetación, 49 no presentaron semillas en las muestras de la lluvia. El 81,6% de ellas eran especies de aparición esporádica en la vegetación (menor o igual del 10%).

6.3.2. Variabilidad entre sistemas a distintas escalas espaciales

6.3.2.1. Densidad de semillas

Los pastizales pastoreados presentaron una densidad de semillas en la lluvia significativamente superior a los matorrales no pastoreados (tabla 6.2 y figura 6.1).

Tabla 6.2. Densidad total, por metro cuadrado y media de semillas (± error estándar) por parcela y por sonda de las muestras de lluvia de semillas en los dos sistemas en estudio y test de comparación de la U de Mann-Whitney entre sistemas (n = 5).

	Pastizales	Matorrales	U	p
densidad total	3.459	1.494		
sem/m^2	27.518	11.885		
nº semillas/parcela	691,8 ± 96,5	298,8 ± 62,7	0,0	0,009
nº semillas/sonda y parcela	34,6 ± 4,8	14,9 ± 3,1	0,0	0,009

Como se aprecia en la figura 6.1, los matorrales presentaron dos mínimos claros en la parcela B (119 semillas/parcela y 5,95 semillas/sonda) y la parcela D (181 semillas/parcela y 9,05 semillas/sonda). La máxima densidad de semillas la presentó la parcela IV de los pastizales, con 1.030 semillas/parcela y 51,5 semillas/sonda.

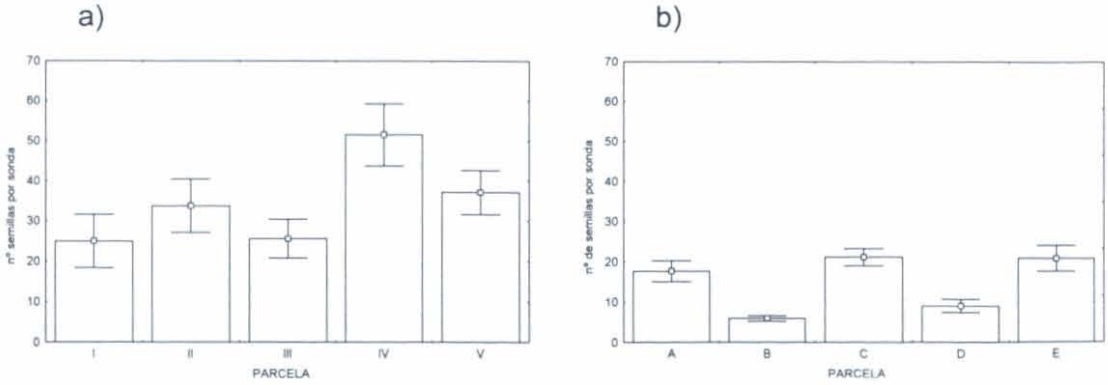


Figura 6.1. Densidad de semillas por sonda (media ± error estándar) aparecidas en las muestras de arena estéril de lluvia de semillas en: **a)** pastizales pastoreados y **b)** matorrales sin pastorear.

6.3.2.2. Riqueza de especies

A pesar del mayor número de especies encontradas en los pastizales a todas las escalas, los resultados no mostraron diferencias significativas entre sistemas, ni a la escala de parcela ni a la de sonda (tabla 6.3). Sin embargo, el resultado de este segundo análisis (p = 0,076) parece indicar una tendencia hacia una mayor densidad de especies a pequeña escala en los pastizales (figura 6.2), ya manifestada por la vegetación y el banco de semillas (ver capítulos correspondientes).

Tabla 6.3. Riqueza total y densidad de especies (media ± error estándar) por parcela y sonda de las muestras de lluvia de semillas en los dos sistemas en estudio y test de comparación de la U de Mann-Whitney entre sistemas (en ambos casos, n = 5).

	Pastizales	Matorrales	U	p
riqueza total	70	56		
nº especies/parcela	35,0 ± 3,9	29,2 ± 3,7	7,0	0,243
nº especies/sonda	7,48 ± 0,8	5,44 ± 0,7	4,0	0,076

La densidad de especies por parcela osciló entre las 42 especies encontradas en dos parcelas de los pastizales (III y V) y las 19 especies encontradas en la parcela B de los matorrales. La densidad media de especies por sonda mostró las mismas tendencias, con los máximos en los pastizales (9,2 ± 0,6, parcela IV) y los mínimos en los matorrales (3,4 ± 0,3, parcela B) (figura 6.2).

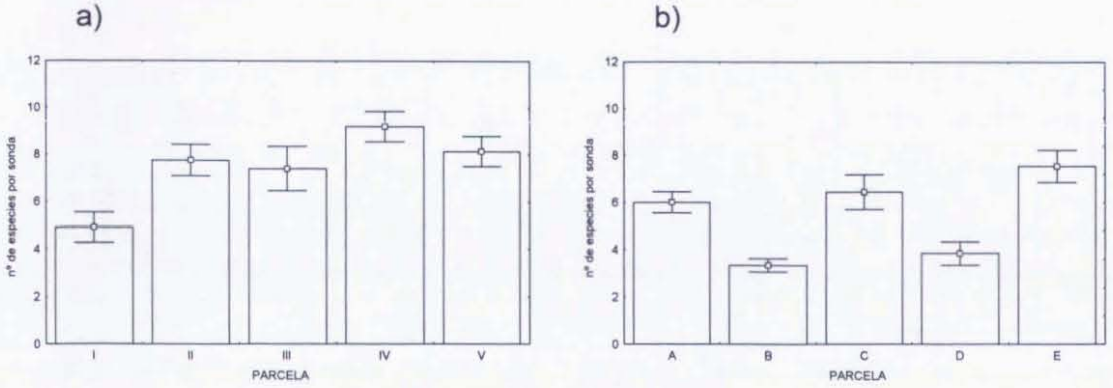


Figura 6.2. Número de especies por sonda (media ± error estándar) aparecidas en las muestras de arena estéril de lluvia de semillas en: **a)** Moncalvillo, pastizales pastoreados y **b)** Pedrezuela, matorrales sin pastorear.

6.3.2.3. Relación densidad de semillas-riqueza de especies

Las figuras 6.3.a y 6.3.b muestran la relación entre la densidad de semillas y el número de especies en ambos sistemas. Como se puede ver, los pastizales no presentaron correlación significativa (r=0,14; p=0,819; n=5) entre el número de especies aparecidas en una parcela y la densidad de semillas de esa misma parcela.

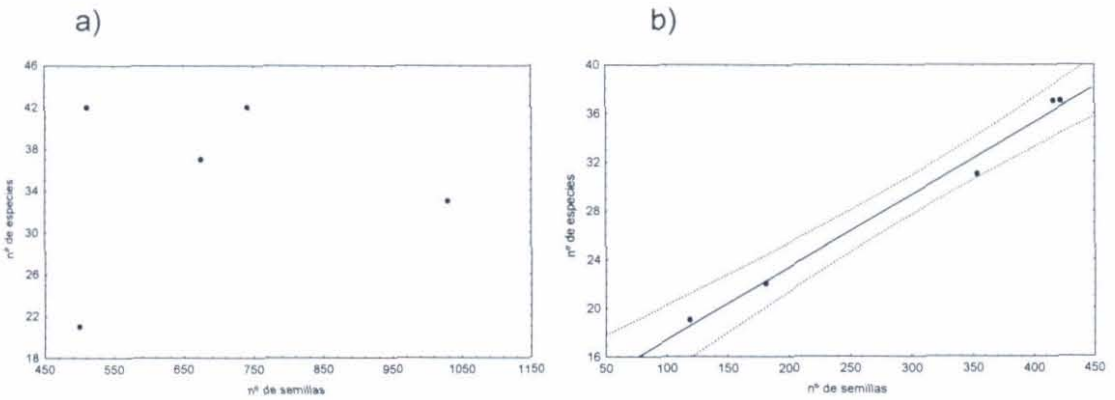


Figura 6.3. Correlación entre la densidad de semillas por parcela y la riqueza de especies por parcela en **a)** pastizales pastoreados y **b)** matorrales sin pastoreo. Nótense las diferencias en las escalas.

Los matorrales sí presentaron una alta correlación entre la densidad de semillas y el número de especies por parcela (r=0,99; p<0,001; n=5; figura 6.3.b). Estos resultados permiten afirmar que la incorporación de especies al banco del suelo a partir de la lluvia de semillas funciona de distinta manera en pastizales y matorrales.

6.3.3. Análisis taxonómico

En este apartado se expone, en primer lugar, una descripción de las familias a las que pertenecen las especies encontradas en las muestras de arena estéril de la lluvia de semillas, para luego realizar una síntesis en cuatro grandes grupos taxonómicos (Gramíneas, Leguminosas, Otras Monocotiledóneas no gramíneas y Otras Dicotiledóneas no leguminosas), que se consideran especialmente útiles para facilitar la comprensión de las diferencias entre sistemas. Posteriormente se realiza una prospección por especies, la contribución relativa de cada una de ellas a la lluvia de semillas en cada sistema y las diferencias que presentan las especies comunes a ambos sistemas.

6.3.3.1. Pastizales pastoreados

En las muestras de arena estéril de los pastizales se encontraron un total de 70 especies, pertenecientes a 22 familias distintas. Las familias que presentaron un mayor número de especies fueron Cariofiláceas y Compuestas, ambas con 11 especies, seguidas de Gramíneas con 9 y Leguminosas con 7 (figura 6.4).

De acuerdo con este esquema, Cariofiláceas es la familia más numerosa y con mayor número de semillas encontradas en las muestras (1.180 semillas, 34% del total). *Spergularia purpurea* (560), *Cerastium semidecandrum* (385) y *Herniaria hirsuta* (140) fueron las especies de esta familia con más semillas germinadas (tabla 6.4).

La segunda familia con más semillas germinadas fue Crasuláceas (852 semillas, 25%), familia que presenta sólo 2 especies (*Crassula tillaea* y *Sedum caespitosum*) muy abundantes (758 y 94 semillas respectivamente). De hecho, *C. tillaea* resultó ser la especie más abundante en las muestras de los pastizales (tabla 6.4). La tercera familia en número de semillas germinadas fue Cistáceas (1 especie: *Tuberaria guttata*, 382 semillas, 11%). A efectos de posteriores comparaciones entre sistemas conviene destacar la familia de las Gramíneas (9 especies y 265 semillas, un 8% del total) que, pese a su abundancia en especies, aportó relativamente pocas semillas a la recarga del banco, gran parte de las cuales eran de *Poa bulbosa* (109 semillas). La familia de las Compuestas presentó 224 semillas de 11 especies distintas, con los únicos aportes destacados de *Logfia gallica* (68 semillas) y *L. minima* (47 semillas).

Entre las familias que más semillas aportaron destacó también Rosáceas (1 especie, *Aphanes microcarpa*, 219 semillas), Rubiáceas (1 especie, *Galium parisiense*, 100

semillas) y Leguminosas (7 especies, 89 semillas), especialmente *Trifolium glomeratum* con 68 semillas.

Las 10 especies con más semillas en las muestras de los pastizales (tabla 6.4), aportaron más del 83,3% de las semillas y correspondieron a 3 cariofiláceas, 1 cistácea, 2 crasuláceas, 1 rosácea, 1 gramínea, 1 rubiácea y 1 leguminosa.

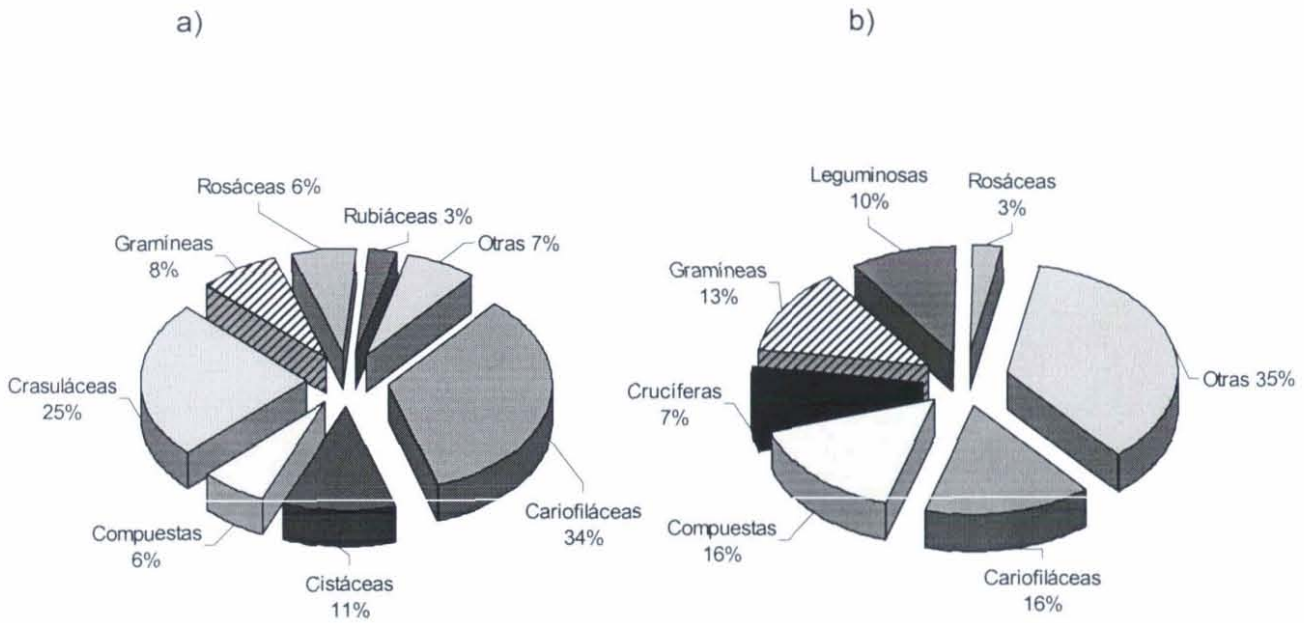


Figura 6.4. Composición taxonómica de las semillas germinadas en las muestras de arena estéril de la lluvia de semillas de los pastizales, en función de **a)** número de semillas y **b)** número de especies.

6.3.3.2. Matorrales

Las muestras de arena estéril de la lluvia de semillas de los matorrales presentaron un total de 56 especies pertenecientes a 15 familias. Las familias con mayor numero de especies fueron Gramineas, 15 especies, Compuestas, 10 especies y Leguminosas, 7 especies (figura 6.5).

La familia con más semillas germinadas en las muestras fue Gramíneas, con 546 semillas (36%), con aportes predominantes de *Mibora minima* (134 semillas), *Corynephorus canescens* (109) y las distintas especies del género *Vulpia* (195) (ver tabla 6.4).

La familia de las Labiadas fue la segunda en número de semillas germinadas (292 semillas, 19%), debido fundamentalmente al importante aporte de *Lavandula stoechas* (291), que la convirtió en la especie más abundante en las muestras de los matorrales. Las Cistáceas (167 semillas, todas de *Tuberaria guttata*) fueron de nuevo una familia preponderante en la lluvia de semillas, y tras ella, Campanuláceas (137 semillas de 3 especies). Las Compuestas aportaron 105 semillas (7%), muy repartidas entre las 10 especies presentes en las muestras.

De las 10 especies con más semillas en las muestras de los matorrales (tabla 6.4), 5 eran gramíneas, 2 campanuláceas, 1 labiada, 1 cistácea y 1 crasulácea y aportaron el 75,4% del total de semillas.

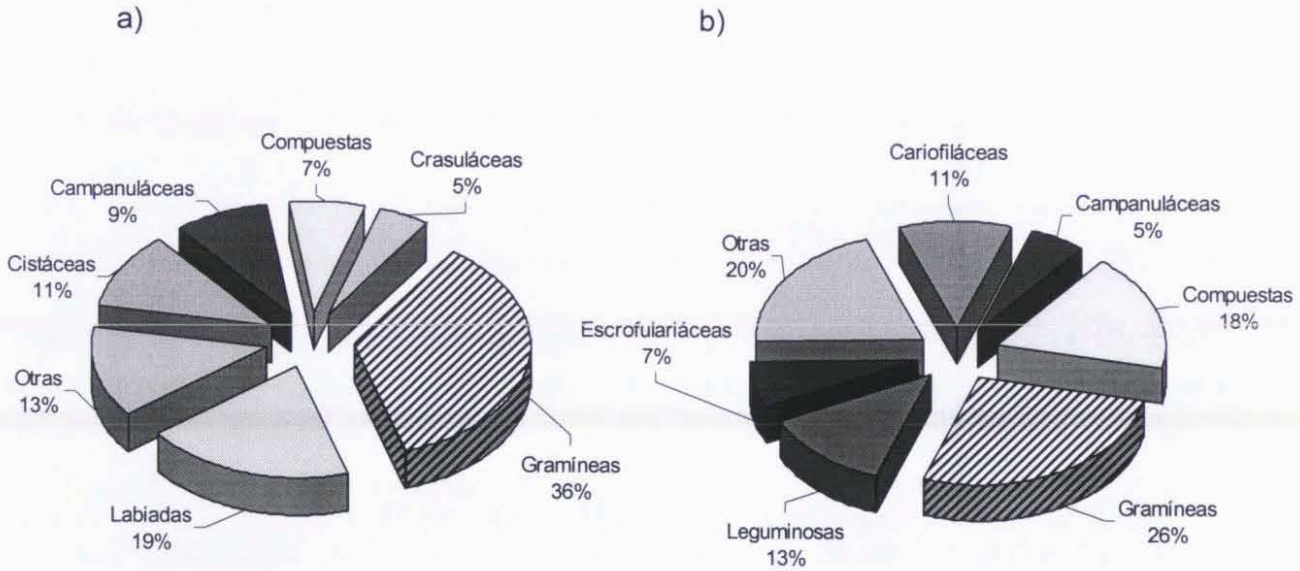


Figura 6.5. Composición taxonómica de las semillas germinadas en las muestras de arena estéril de la lluvia de semillas de los matorrales, en función de **a)** número de semillas y **b)** número de especies.

6.3.4. Comparaciones entre sistemas pastoreados y no pastoreados

6.3.4.1. Similitud de la composición florística

La similitud cualitativa de la lluvia de semillas entre los dos sistemas fue bastante baja (índice de Jaccard; media de todos los posibles pares = 0,256), menor de la similitud encontrada entre sistemas en los muestreos de la vegetación y de los bancos de semillas (capítulos 3 y 4).

6.3.4.2. Análisis de las especies comunes

De las 35 especies presentes en las dos zonas, 6 presentaron diferencias significativas en el número de semillas (tabla 6.4). De ellas, sólo una (*Corynephorus canescens*), presentó más semillas en las muestras correspondientes a los matorrales.

Tabla 6.4. Media ± error estándar y frecuencia de aparición de semillas llegadas a las muestras de arena estéril en pastizales pastoreados y matorrales no pastoreados para aquellas especies que presentaron diferencias en la densidad de semillas en el test de la U de Mann-Whitney (Past = Pastizales pastoreados; Mat = Matorrales sin pastoreo). Los asteriscos indican aquellas especies que presentaron diferencias significativas en la densidad de semillas, pero que sólo se encuentran presentes en una de las zonas. En todos los casos, n= 10.

	PASTIZALES			MATORRALES			
	media	error	%	media	error	%	p
Aphanes microcarpa	43,80	9,48	62	-	-	0	0,01*
Campanula lusitanica	-	-	0	14,60	12,16	18	0,04*
Cerastium gracile	-	-	0	4,20	2,75	12	0,04*
Cerastium semidecandrum	77,00	54,55	50	5,60	4,61	10	0,05
Corynephorus canescens	1,00	0,45	5	21,80	10,20	29	0,04
Filago lutescens	5,00	1,87	19	0,60	0,40	2	0,02
Herniaria hirsuta	28,00	16,62	38	-	-	0	0,01*
Jasione montana	-	-	0	10,00	3,27	25	0,04*
Lavandula stoechas	-	-	0	58,20	17,98	76	0,01*
Leontodon taraxacoides	1,60	0,40	7	-	-	0	0,01*
Logfia gallica	13,60	5,43	27	2,40	2,16	3	0,04
Poa bulbosa	21,80	7,37	44	1,20	0,97	5	0,01
Sedum caespitosum	18,80	4,75	33	-	-	0	0,01*
Spergula pentandra	5,40	2,38	11	-	-	0	0,04*
Spergularia purpurea	112,00	38,89	49	1,20	0,73	3	0,03
Trifolium glomeratum	13,60	10,91	9	-	-	0	0,01*

En el capítulo 3 se puede comprobar que se trata de una gramínea perenne, muy habitual en los matorrales y de presencia muy esporádica en pastizales pastoreados,

ya que es casi exclusiva de suelos sueltos, poco estructurados y arenosos (González Bernáldez, 1997). Las otras cinco especies son dos cariofiláceas (*Cerastium semidecandrum* y *Spergularia purpurea*), dos compuestas (*Filago lutescens* y *Logfia gallica*) y una gramínea (*Poa bulbosa*), todas típicas de zonas pastoreadas.

En general, las especies con mayor frecuencia de aparición en la lluvia de semillas coincidieron con las que más semillas aportaron (Anexo 4). La mayor densidad de semillas de algunas de las especies presentes en los dos sistemas podría deberse no sólo a su mayor frecuencia de aparición, sino también a una distribución espacial más agregada. Sin embargo, excepto *Tuberaria guttata*, ninguna especie presentó diferencias significativas entre sistemas en la agregación de sus semillas.

6.3.4.3. Agregación de las semillas

La figura 6.6 muestra los valores de agregación que presentaron las especies en cada sistema (agregación media por parcela), agrupados por intervalos. Se puede observar que la mayoría de las especies presentaron valores alrededor de 1 (intervalo (0;2]), lo que indica una disposición al azar de sus semillas.

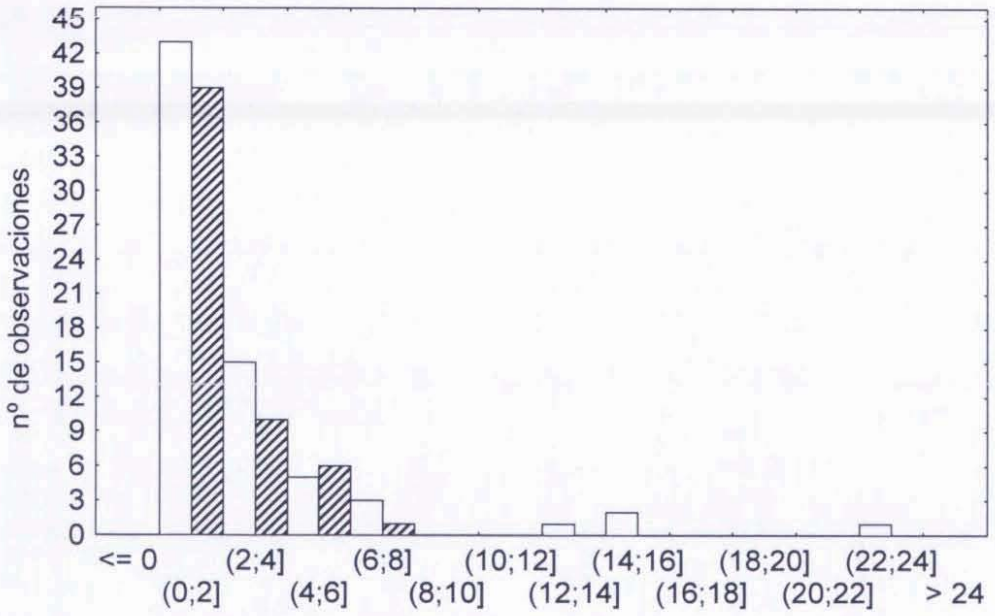


Figura 6.6. Histograma de los valores de agregación de las especies, para cada uno de los dos sistemas en estudio. Blanco = pastizales pastoreados. Rayado = matorrales sin pastoreo.

Aunque estas dos distribuciones no presentaron diferencias significativas (test de la U de Mann-Whitney; $p > 0.6$), se puede apreciar que bastantes especies presentaron valores medios de agregación superiores a 4, especialmente en los pastizales, donde algunas especies presentaron valores extraordinariamente altos. Por ejemplo, *Spergularia purpurea* presentó una agregación media por parcela de 23,1, *Trifolium glomeratum* de 12,4, *Tuberaria guttata* de 14,3 y *Crassula tillaea* de 14,8. En los matorrales, las especies con los valores más altos fueron *Dactylis glomerata*, con 6,4, *Hypochaeris glabra*, con 5,4, *Logfia gallica*, con 5,0 y *Crassula tillaea*, con 4,8.

6.3.4.4. Grupos taxonómicos

Se ha realizado una síntesis por grupos taxonómicos para facilitar la interpretación de las diferencias que presenta la lluvia de semillas en los dos sistemas en estudio. Como se puede apreciar en la figura 6.7, la recarga de semillas por grupos taxonómicos fue muy distinta en cada zona. Destaca especialmente la abundancia de Gramíneas en la recarga anual de los matorrales sin pastorear, mientras que en los pastizales pastoreados el mayor aporte proviene del grupo Otras Dicotiledóneas (único grupo que presentó diferencias significativas entre sistemas; U = 0,0; p = 0,009; n = 5).

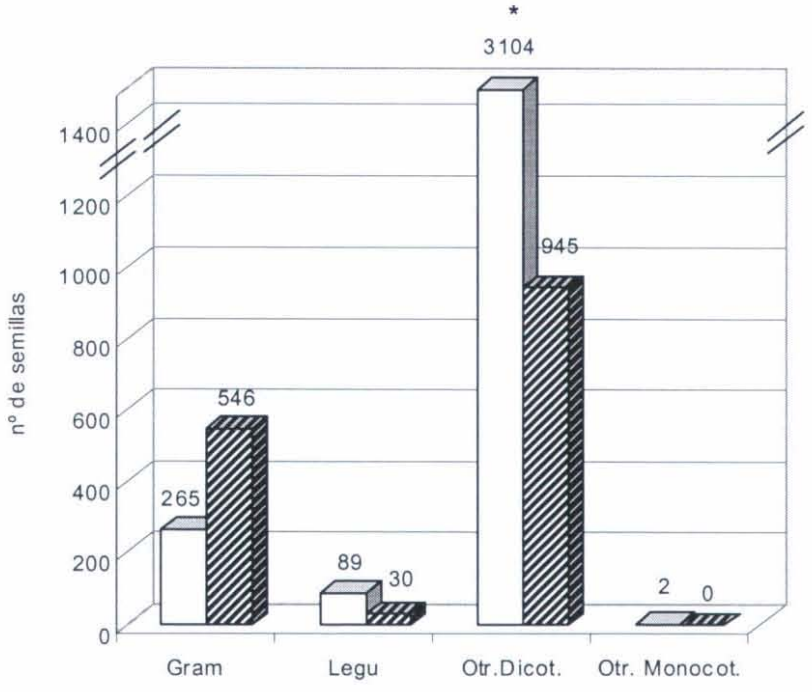


Figura 6.7. Densidad de semillas por grupo taxonómico llegadas a las muestras de arena estéril en cada una de las dos zonas estudiadas: Blanco = Pastizales pastoreados; Rayado = Matorrales sin pastorear. Se presentan los datos divididos por grupos taxonómicos (Gram = Gramíneas; Leg = Leguminosas; Otr.Dicot = Otras Dicotiledóneas; Otr.Monoc = Otras Monocotilédoneas). El asterisco muestra los grupos que presentaron diferencias significativas en el test de la U de Mann-Whitney (n = 5).

En ambas zonas, el aporte de Otras Monocotiledóneas distintas de las gramíneas fue nulo o casi nulo, y tan sólo en los pastizales aparecieron 2 semillas de *Juncus capitatus* y una especie del genero *Narcissus*. Si bien este resultado parece coherente con la escasez de gran parte de las especies de este grupo en la vegetación (p.e., *Scilla autumnalis, Narcissus spp., Merendera pyrenaica, Muscari comosum*, etc.), resulta destacable la ausencia de semillas de *Juncus bufonius* y el prácticamente nulo aporte de *J. capitatus* en los pastizales. El grupo Leguminosas aportó también poco en los dos sistemas, con la excepción de *Trifolium glomeratum* en los pastizales.

6.3.4.5. Especies anuales, especies perennes

El número de especies perennes fue relativamente bajo en ambas zonas, especialmente en los matorrales (Pastizales: 10 especies; Matorrales: 4 especies). Sin embargo, la contribución relativa de estas especies perennes a la recarga de semillas del banco del suelo fue muy diferente entre sistemas (figura 6.8). Las 10 especies perennes de los pastizales aportaron un total de 123 semillas (3,6% del total), entre las que destaca *Poa bulbosa*, con 101 semillas. Por el contrario, las 4 especies perennes de los matorrales aportaron 471 semillas (31,5% del total), donde la mayoría corresponde a *Lavandula stoechas* (291), seguida de *Corynephorus canescens* (109) y *Dactylis glomerata* (70).

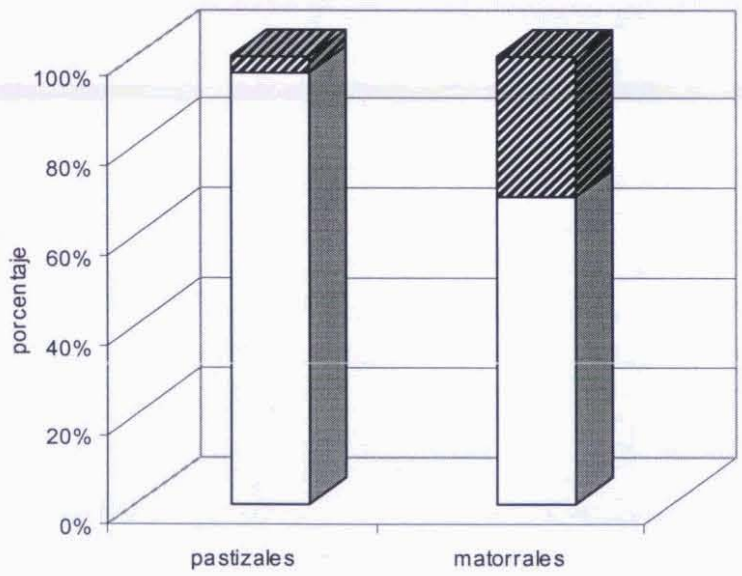


Figura 6.8. Porcentaje sobre el total de semillas recogidas en las muestras de arena estéril de especies anuales (blanco) y perennes (rayado) en cada una de las dos zonas estudiadas.

6.3.5. Relaciones entre la lluvia de semillas, la vegetación y los bancos del suelo

En este apartado se realiza una comparación de la composición florística de la lluvia de semillas con los datos de la vegetación productora de las semillas, con el banco de semillas de otoño de 1996, receptor de las semillas producidas y con la vegetación de 1997, generada, al menos en parte, por las semillas presentes en la lluvia de semillas. También se efectúa un análisis de la densidad de semillas presente en la lluvia y en los bancos de primavera y otoño de 1996, con objeto de valorar la importancia de los procesos de recarga en la dinámica temporal de los bancos del suelo.

6.3.5.1. Composición florística

La similitud cualitativa entre los distintos elementos del sistema analizados osciló alrededor del 40% para los pastizales y fue algo menor para los matorrales (tabla 6.6.a y 6.6.b).

Tabla 6.5. Medias de los índices de similitud de Jaccard entre parcelas: **a)** pastizales pastoreados y **b)** matorrales sin pastoreo. Lluvia = Lluvia de semillas; BSOT96 = Banco de semillas otoño 1996; VEG96 = Vegetación primavera 1996; VEG97 = Vegetación primavera 1997.

a) PASTIZALES PASTOREADOS

	VEG96	LLUVIA	BSOT96
LLUVIA	0,412	-	-
BSOT96	0,436	0,439	-
VEG97	0,563	0,424	0,447

b) MATORRALES SIN PASTOREO

	VEG96	LLUVIA	BSOT96
LLUVIA	0,353	-	-
BSOT96	0,376	0,395	-
VEG97	0,540	0,364	0,391

Para analizar la relación cuantitativa entre la composición florística de la lluvia de semillas, la vegetación previa y posterior a la lluvia y el banco de semillas

inmediatamente posterior, se han realizado correlaciones de rango (con el coeficiente de Spearman), utilizando como observaciones el número total de semillas y la suma de las coberturas (tras la transformación de las clases a la mediana de los intervalos), por especie y para cada una de las parcelas.

En las dos zonas, la correlación media entre la composición florística de la vegetación generadora de la lluvia de semillas y la propia lluvia fue superior al 0,5 (todos los coeficientes fueron significativos; n= 160) (figura 6.9). No se han encontrado diferencias significativas entre sistemas en la relación cuantitativa lluvia de semillas-vegetación (U de Mann-Whitney = 6,0; Z = 1,36; p = 0,175).

Se efectuó el mismo análisis con los datos de lluvia de semillas y banco de otoño. La correlación entre la lluvia de semillas y el banco de otoño tampoco presentó diferencias significativas entre sistemas (U de Mann-Whitney = 7,0; Z = 1,15; p = 0,251), al igual que ocurrió entre la lluvia de semillas y la vegetación del año 1997 (U de Mann-Whitney = 4,0; Z = 1,78; p = 0,076) (figura 6.9).

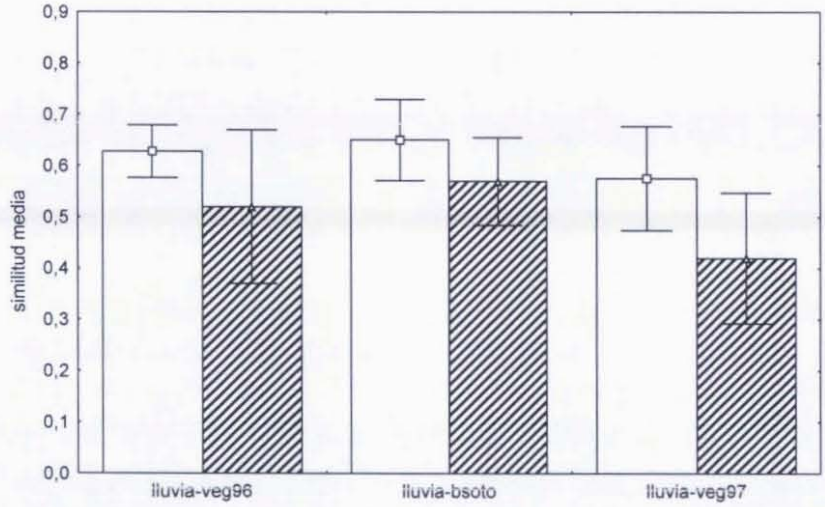
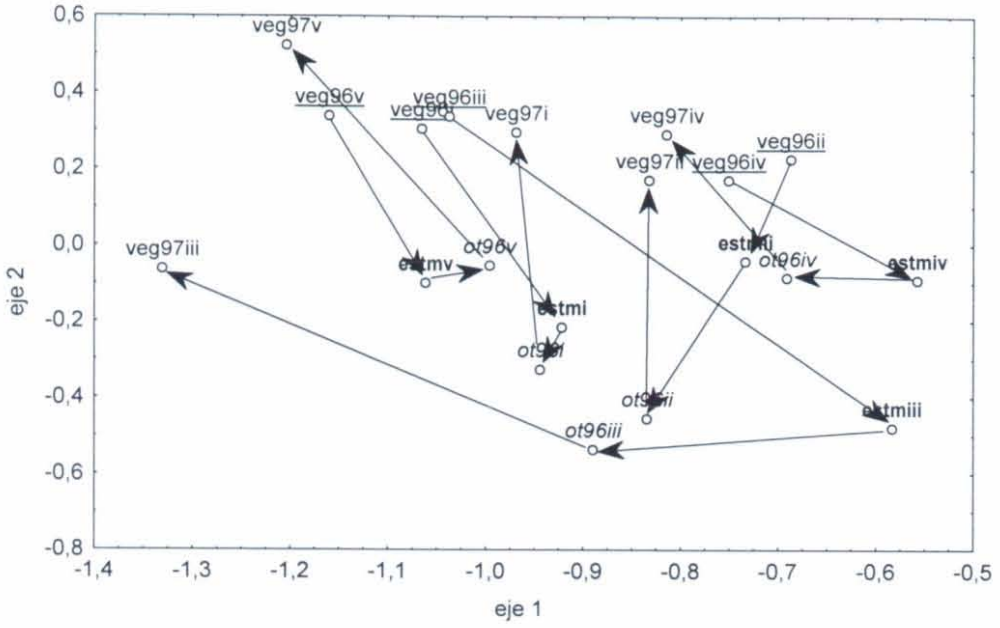


Figura 6.9. Correlación media (± desviación típica) a escala de parcela, medida a través del coeficiente de correlación de rangos de Spearman, entre los distintos subsistemas analizados: Lluvia = lluvia de semillas. Veg96 = Vegetación año 1996. Bsoto = Banco de semillas de otoño. Veg97 = Vegetación año 1997. Blanco = Pastizales pastoreados. Rayado = Matorrales sin pastoreo.

La matriz de correlación de Spearman obtenida se utilizó también para realizar un escalado multidimensional para los dos sistemas en conjunto. Las figuras 6.10.a y 6.10.b muestran los resultados de dicho escalado, aunque, debido a que ambos sistemas se agruparon en dos subespacios claramente diferenciados, la presentación

gráfica se hace por separado. En estas figuras se puede comprobar que los dos sistemas mantienen un comportamiento similar en cuanto a la relación del banco de semillas con la lluvia de semillas y la vegetación.

a)



b)

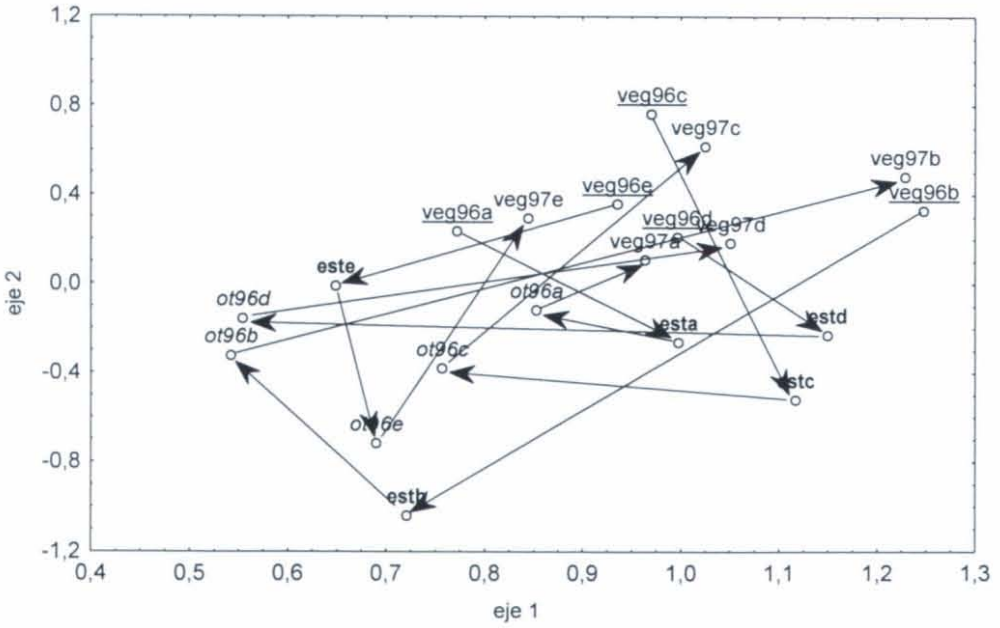


Figura 6.10. Escalados multidimensionales de recarga de semillas (EST), banco de semillas de otoño (OT96) y vegetación del 96 (VEG96) y 97 (VEG97), para **a)** pastizales pastoreados y **b)** matorrales sin pastoreo.

En ambos casos se aprecia una tendencia hacia una situación cíclica en donde el espectro de especies de cada réplica realizaría un recorrido circular. La vegetación del año 1996 (VEG96) genera la lluvia de semillas (EST) que se incorpora a los bancos de semillas del suelo (OT96). Los bancos de otoño, finalmente, darán lugar a la vegetación de 1997 (VEG97). Las dos muestras de vegetación se encuentran muy cercanas en el espacio bidimensional (media del índice de Jaccard > 0,5 en los dos sistemas), y los mayores desplazamientos corresponden al tránsito desde la vegetación de 1996 a la lluvia de semillas, especialmente en los matorrales, cuya similitud es más baja (media del índice de Jaccard = 0,353).

Los desplazamientos en los pastizales (figura 6.10.a) son relativamente más cortos que en los matorrales (figura 6.10.b), y todas las parcelas de Moncalvillo ocupan apenas la mitad superior del espacio bidimensional, a excepción de la parcela III. Esta parcela, como ya se comentó con anterioridad (capítulo 3), es ligeramente distinta al resto de réplicas del pastizal debido a que presenta, en algunas épocas del año, un grado de humedad más alto, por la cercanía a superficie del gneis.

Los matorrales por el contrario, muestran unos desplazamientos más largos (figura 6.10.b), especialmente las parcelas B y C, cuyas respectivas muestras de vegetación 96 (VEG96) y lluvia de semillas (EST) se encuentran prácticamente en polos opuestos del espacio bidimensional. Esto, aunque en menor medida, le ocurre también a la parcela E.

6.3.5.2. Similitud lluvia de semillas-vegetación, a distintas escalas espaciales

El análisis de la similitud cualitativa (calculada mediante el índice de Jaccard) entre las muestras de lluvia de semillas y las de vegetación, a distintas escalas espaciales, ofreció diferencias marginalmente significativas entre sistemas (ANOVA 3 vías, anidada, medidas repetidas; $F = 3,64$; $p = 0,09$), siendo mayor la similitud en los pastizales que en los matorrales.

La similitud entre la lluvia y la vegetación en los pastizales descendió al aumentar la escala de muestreo (figura 6.11), mientras que los matorrales no mostraron tan claramente este comportamiento direccional ya que, en algunos casos, la similitud presentó valores más altos a gran escala que a las escalas más detalladas del análisis (figura 6.11).

a) b)

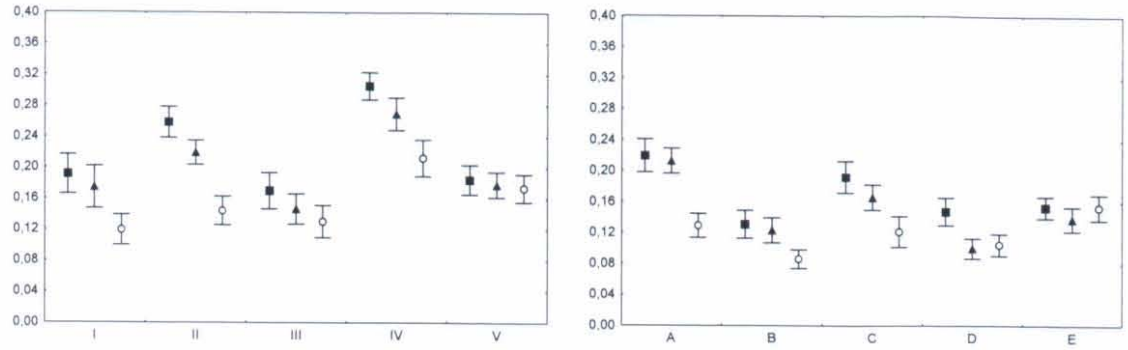


Figura 6.11. Valores de similitud cualitativa (media ± error típico) a distintas escalas espaciales (cuadrado=escala de unidad muestral; triángulo=escala de parcela; círculo=escala de sistema), en **a)** pastizales pastoreados y **b)** matorrales sin pastoreo.

6.3.5.3. Densidad de semillas

Con objeto de evaluar la importancia que supone la lluvia de semillas en los procesos de recarga del banco se ha analizado la densidad de semillas por parcela de la lluvia, del banco de primavera de 1996 y del banco de otoño del mismo año, para cada sistema por separado, mediante un análisis de ANOVA de 1 vía. Los resultados de las comparaciones *a posteriori* (test HSD de Tukey) se presentan en la tabla 6.6.a y 6.6.b. La densidad de semillas de la lluvia y los bancos es significativamente diferente en el caso de los pastizales, con un gradiente de densidad de semillas desde el mínimo en el banco de la primavera de 1996, hasta el máximo en el banco de otoño. Los matorrales no presentaron diferencias significativas en la densidad de semillas; los valores de todos los elementos analizados fueron muy similares.

Tabla 6.6. Probabilidades para el test *a posteriori* de Tukey (Tukey HSD test), para datos transformados (Log (x+1)) de recarga, banco de primavera y banco de otoño. **a)** Pastizales pastoreados. ANOVA 1 Vía: F=24,39; p<0.0001; **b)** Matorrales sin pastorear. ANOVA 1 vía: F=0.409; p>0.6.

a)

	LLUVIA	BS PRIM96
BS PRIM96	0,0018	-
BS OTO96	0,0075	0,0002

b)

	LLUVIA	BS PRIM96
BS PRIM96	0,7314	-
BS OTO96	0.9993	0,7091

Estos resultados permiten elaborar una teoría acerca del diferente comportamiento que manifiestan los dos sistemas estudiados en relación con los bancos y la lluvia de semillas. Los pastizales muestran una alta fluctuación estacional en la densidad de semillas en los bancos (capítulo 4), con mínimos en primavera y máximos en otoño. Este máximo se debería a la recarga efectuada por la lluvia de semillas de la temporada previa de producción. Es decir, la simple adición de las semillas presentes en el suelo en primavera y de las procedentes de la lluvia de semillas debería conformar la densidad de semillas en el suelo de los bancos de otoño (figura 6.12). Efectivamente, estas dos densidades de semillas no presentaron diferencias significativas en los pastizales (U de Mann-Whitney = 5,0; Z = 1,567; p = 0,117). Los matorrales por el contrario presentaron un comportamiento distinto (figura 6.10). La adición de la densidad de semillas del banco de primavera y de la lluvia fue significativamente superior a la densidad de semillas del banco de otoño (U = 0,0; Z = -2,611; p < 0,01).

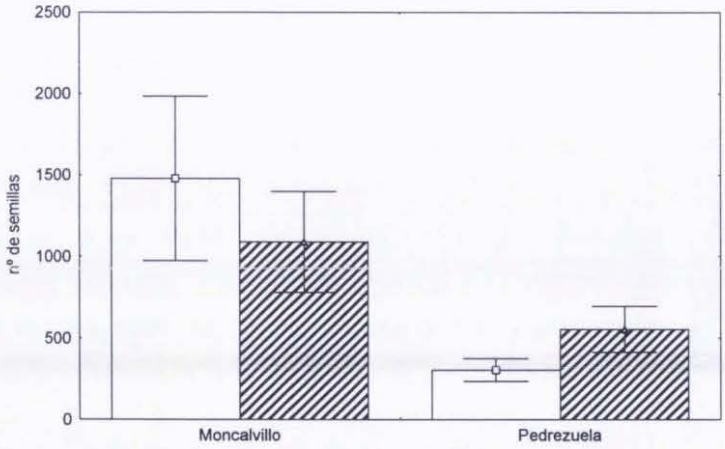


Figura 6.12. Relación entre el banco de otoño de 1996 (blanco) y la lluvia de semillas más el banco de semillas de primavera de 1996 (rayado) en los dos sistemas en estudio. Los datos se presentan como la media de semillas por parcela (± desviación típica).

Este resultado se ha completado con una correlación de Spearman para los valores de densidad de semillas en [banco de primavera + lluvia de semillas] frente a densidad de semillas de [banco de otoño]. Los pastizales mostraron una correlación algo más alta que los matorrales (media de todos los pares del índice de Spearman: 0,664 frente 0,558), aunque no fue significativa. Un análisis posterior de los índices de correlación obtenidos, para detectar diferencias entre sistemas, no ofreció diferencias significativas, aunque sí una tendencia a una mayor correlación en los pastizales (U de Mann-Whitney=4,0; Z=1,775; p=0,076).

6.4. Discusión

Los resultados expuestos con anterioridad muestran dos líneas generales que deben ser destacadas. En primer lugar, los pastizales reciben anualmente una mayor recarga de especies y semillas procedentes de la lluvia que los matorrales, aunque sólo la densidad de semillas presenta diferencias significativas entre zonas. Estos resultados son coherentes con lo que muestran la vegetación y los bancos de semillas.

En segundo lugar, la composición de la lluvia de semillas mantiene una escasa similitud con la vegetación de la primavera anterior y con el banco de otoño, y esa similitud no presenta diferencias significativas entre pastizales y matorrales. Sí resulta llamativa la diferencia en la densidad de semillas en la lluvia entre sistemas y su importancia relativa en la recarga del banco del suelo, lo que permite extraer una serie de patrones acerca del funcionamiento de ambos sistemas y de la influencia que la lluvia de semillas tiene sobre la dinámica general del banco de semillas.

6.4.1. ¿Cuántas semillas y especies se aportan anualmente al banco de semillas?

La lluvia de semillas, según indican los resultados anteriores, es el principal flujo de entrada de especies y semillas en los bancos del suelo de los dos sistemas en estudio, si se considera como aporte diferenciado del proveniente de la dispersión mediada por animales.

Es difícil encontrar referencias en la literatura acerca de la lluvia de semillas en sistemas mediterráneos. Las que aquí se presentan se enmarcan en el conjunto de datos de distintas partes del mundo, que oscilan desde las 64.000-28.500 semillas/m^2 en pastizales de anuales de California (Hobbs y Mooney, 1985), a las 11.786-3.060 semillas/m^2, correspondientes a 35 especies, en pastizales calizos secos de Alemania (Jackel y Poschlod, 1994), las 13.186 semillas/m^2 en comunidades de Niágara (Booth y Larson, 1998), las 9.759 semillas/m^2 como valor máximo del trabajo de Kollman y Goetze (1998) en el valle del Rhin (Alemania) o incluso a las 52-45 semillas/m^2 en laderas áridas del sureste peninsular (García-Fayos *et al.*, 1995). Como se puede comprobar con estos modestos ejemplos, la variabilidad de la lluvia de semillas es enorme, y muy dependiente del área de estudio.

A pesar de la dificultad de establecer comparaciones con otros trabajos, la cantidad de semillas encontradas en los muestreos es suficientemente elevada para considerar a la lluvia como especialmente relevante en el funcionamiento de las dos comunidades, con densidades totales de semillas, que oscilan entre las 27.518 sem/m^2 de los pastizales y las 11.885 sem/m^2 de los matorrales.

Esta apreciación se refuerza con el hecho de que un número importante de las especies pertenecientes al *pool* local de especies aparece en la lluvia de semillas (60% en los pastizales, 48% en los matorrales), resultados similares a los encontrados por Jackel y Poschlod (1994). Es decir, del conjunto de especies presentes en cada comunidad, un elevado porcentaje se incorpora al banco tras una única temporada de producción, aunque muchas especies aparecen con números muy bajos. Ya ha sido constatada anteriormente la importancia que tienen los procesos de probabilidad de ocurrencia baja en el funcionamiento de las comunidades vegetales (Cockburn, 1991), por lo que la posibilidad de que una especie se mantenga activa en la vegetación gracias a la dispersión de una única semilla debe ser considerada.

En la lluvia de semillas aparecen algunas especies no detectadas durante los muestreos de vegetación (4 especies en la lluvia de los pastizales; 3 en la de los matorrales), todas con densidades de semillas muy bajas (Anejo 4), que podrían atribuirse a procesos de dispersión a larga distancia, aunque también pueden integrarse dentro del *ruido* que acompaña a un estudio de estas características, dado que son especies raras en la comunidad. En cuanto a los casos contrarios, es decir, aquellas especies que fueron encontradas en las muestras de vegetación, pero no en las de lluvia de semillas, la explicación debe ser similar, ya que gran parte de ellas (alrededor del 80% en los dos sistemas) eran especies raras, cuya frecuencia de aparición en las muestras de vegetación no superó el 10%.

6.4.2. ¿Qué diferencias existen entre pastizales y matorrales en la lluvia de semillas?

El número de semillas que se aporta anualmente al suelo, procedente de la lluvia de semillas, es más alto en los pastizales que en los matorrales. La razón de esta diferencia podría radicar en la mayor densidad de plantas que presentan los pastizales frente a los matorrales, que mantienen parte del suelo desprovisto de vegetación y cubierto de líquenes (ver capítulo 3): a menor densidad de plantas, menor producción (Harper, 1977; Louda, 1989; Morgan, 1999).

Por otro lado, las diferencias entre sistemas podrían deberse a la producción de semillas por planta, que sería de mayor entidad en los pastizales. Varios autores han propuesto una mayor producción de semillas por individuo cuando existen presiones adecuadas de pastoreo (p.e.: Owen, 1980; Owen y Wiegert, 1981, 1982; Paige y Whitman, 1987; ver sin embargo Belsky, 1986). Este sería el caso de 5 especies de las 35 que son comunes a ambos sistemas (*Cerastium semidecandrum, Spergularia purpurea, Filago lutescens, Logfia gallica* y *Poa bulbosa*), aunque otra (*Corynephorus canescens*) mostró un comportamiento contrario. Como se comentó en el capítulo 4, la respuesta de las plantas a la herbivoría debe ser plástica, y variaría en relación con otros factores, como la competencia, la disponibilidad de nutrientes o el momento en que se produce el consumo por el herbívoro (Maschinski y Whitman, 1989). El análisis de agregación de las semillas no ofreció resultados clarificadores, ya que sólo una especie (*Tuberaria guttata*) presentó sus semillas más agrupadas en los pastizales que en los matorrales. La comparación entre sistemas de los valores de agregación media por especie, a pesar de no mostrar resultados significativos, sí permite apreciar un mayor número de especies con valores de agregación muy altos en los pastizales, lo que se puede relacionar, bien con una mayor tendencia a la agregación de las plantas en los pastizales, o bien a una mayor densidad de individuos en la vegetación.

La mayor densidad de semillas de los pastizales podría deberse, simplemente, a que la vegetación de este sistema presenta una alta abundancia de especies anuales, que generan muchas semillas de pequeño tamaño. Estas especies, en un efecto de retroalimentación, suelen verse favorecidas por el pastoreo extensivo (McIntyre *et al.* 1995; Noy-Meir, 1998), y su producción puede aumentar (Russi *et al.*, 1992; Briske y Noy-Meir, 1998). Los matorrales, por el contrario, presentan una alta frecuencia de especies perennes en la vegetación, que se caracterizan por una menor capacidad productiva y una menor aportación a los bancos del suelo (Major y Pyott, 1966).

Los resultados no permiten establecer diferencias entre los dos sistemas en el número de especies presentes en la lluvia de semillas. Sin embargo parece adivinarse una tendencia hacia una mayor riqueza de especies en el pastizal, que se aprecia más claramente tras los análisis efectuados a pequeña escala, que rondan la significación estadística. Los resultados de la correlación entre la densidad de semillas y la riqueza de especies por parcela podrían permitir una interpretación en este sentido. Si los pastizales tienen más semillas en la lluvia que los matorrales, la probabilidad de recoger más especies es también mayor. Los matorrales, sin embargo, producen una lluvia de semillas de menor entidad, por lo que resulta menos probable encontrar las especies. Según aumente el número de semillas recogidas, aumentará también el número de especies. Este tipo de correlación se ha encontrado en bosques tropicales

(Young *et al.*, 1987; ver, sin embargo, Dalling y Denslow, 1998), aunque no parece haber sido explorado en pastizales. También es probable que la distribución de semillas por especie sea más heterogénea en los pastizales que en los matorrales. Esto es, que unas cuantas especies estarían presentes en todas las parcelas de los pastizales, pero con abundancias muy dispares, con lo que en algunas parcelas se incrementaría mucho el número de semillas, sin aumentarse el número de especies.

6.4.3. ¿A qué especies pertenecen las semillas presentes en la lluvia?

El análisis taxonómico de la lluvia de semillas apoya parte de lo comentado en los párrafos anteriores. En primer lugar, la composición florística de la lluvia de semillas es claramente diferente entre sistemas (media del índice de Jaccard = 0,256), lo que lógicamente refleja las diferencias en la composición de la vegetación que deben manifestar dos sistemas diferentes. Los aportes relativos de los grupos taxonómicos definidos permiten establecer diferencias funcionales entre sistemas. El grupo Otras Dicotiledóneas resultó el principal aportador en la lluvia de los pastizales pastoreados, con varias especies como *Crassula tillaea, Spergularia purpurea, Cerastium semidecandrum, Tuberaria guttata* y *Aphanes microcarpa* con abundancias muy altas. Estas especies, que ya fueron descritas como abundantes en los bancos de semillas del suelo (capítulo 4 y Anexo 2), son herbáceas anuales de gran capacidad productora a pesar de su pequeño tamaño, y asociadas a menudo a zonas pastoreadas (Noy-Meir, 1998; Peco *et al.*, 1998b). Las gramíneas aportaron sólo el 8% de las semillas presentes en la lluvia de los pastizales, lo que está en relación con su menor frecuencia de aparición en áreas sometidas a presión ganadera (Milchunas y Lauenroth, 1993; Peco *et al.*, 1998b).

La lluvia de semillas de los matorrales está dominada precisamente por Gramíneas (36% del total), Labiadas (19%), Cistáceas (11%) y Campanuláceas (9%). Las Gramíneas se han asociado a zonas no pastoreadas (Peco *et al.*, 1998b), lo que puede deberse a que el ganado provoca una reducción de la disponibilidad de semillas por remoción directa de flores, frutos y semillas en gramíneas anuales (Russi et al., 1992; O'Connor, 1991), así como una disminución en la producción y la activación de las yemas axilares en perennes (Briske y Noy-Meir, 1998). El resto de las especies abundantes en la lluvia de los matorrales muestran una alta correspondencia con las dominantes en la vegetación (capítulo 3). De hecho, la especie más abundante en la lluvia es *Lavandula stoechas*, y en menor medida *Tuberaria guttata* y *Jasione montana*.

La importancia relativa de las especies perennes en cada sistema debe ser introducida en este punto. Las especies que aportan un mayor número de semillas en los pastizales son herbáceas anuales, mientras que en los matorrales el 31,5% de la lluvia proviene de especies perennes como *L. stoechas, Corynephorus canescens, Dactylis glomerata*, sin incluir a una especie como *Jasione montana*, cuya longevidad puede ser superior a dos años (C. Levassor, comunicación personal).

Debe destacarse también la ausencia o escasez en la lluvia de semillas de ambos sistemas de especies de Leguminosas y Otras Monocotiledóneas. Es el caso de *Juncus bufonius*, *J. capitatus* y de algunas especies del género *Trifolium*, especialmente *T. suffocatum, T. campestre* y *T. arvense*. Resulta complicado elaborar una hipótesis plausible acerca del motivo de estas ausencias, aunque es probable que tanto su alto consumo por herbívoros (Malo, 1995) para el caso de los pastizales pastoreados, como su capacidad de dispersión temporal por su carácter persistente (Ortega, 1994, capítulo 5 de este volumen) para los dos sistemas, les confiera ventajas adaptativas que les permitan soslayar eventos de baja producción y dispersión como el recogido en este trabajo.

6.4.4. Relación lluvia de semillas-vegetación

Los pastizales mostraron una similitud entre la lluvia de semillas y la vegetación de esa misma primavera algo superior a la de los matorrales, aunque en los dos sistemas se debe considerar baja. En el caso de los pastizales esto refleja la discrepancia entre las especies más frecuentes en la vegetación y las más abundantes en la lluvia de semillas o, concretamente, entre las especies con frecuencias de aparición media y cobertura escasa de la vegetación, que resultan ser las que más contribuyen a la lluvia de semillas. En los matorrales, su menor similitud se debería al gran peso que suponen unas pocas especies (*Lavandula stoechas, Mibora minima, Tuberaria guttata, Corynephorus canescens*), y a la escasa o nula contribución de gran parte de las especies frecuentes en la vegetación (p.e.: *Crepis capillaris, Coronilla minima* o *Vulpia ciliata*, entre otras). También se ha comentado que las perturbaciones parecen influir en las relaciones entre la lluvia de semillas y la vegetación, aumentando la correlación (Leck *et al.*, 1989; Chambers, 1993; Booth y Larson, 1998).

A lo anteriormente expuesto se debería añadir el hecho de que parte de las semillas recogidas en las muestras podrían proceder de una dispersión a larga distancia (Leck *et al.*, 1989). El análisis de la similitud a distintas escalas espaciales entre las muestras de la lluvia de semillas y la vegetación ofreció diferencias marginalmente significativas

entre sistemas, siendo mayor en los pastizales. Según se aumenta la escala de análisis (de unidad muestral a sistema), la similitud tiende a disminuir, como parece probable al comparar la vegetación con un método de recogida de semillas que tiende a maximizar la importancia de las especies cercanas. La mayor similitud a todas las escalas de los pastizales podría relacionarse con la mayor homogeneidad espacial de la vegetación de estos sistemas, en los que el ganado realiza una función de *mezclado* u homogeneizado, que no se efectúa en los matorrales.

Por otro lado, resulta notable el hecho de que las muestras de lluvia de semillas presenten una similitud más alta con la vegetación del año 1997 que con la vegetación del año 1996. Aunque las diferencias no sean significativas en ninguno de los dos sistemas, esta tendencia podría indicar que la composición de la vegetación tiende a repetirse entre años. Sin embargo, la similitud entre muestreos de vegetación tampoco es extraordinariamente alta (alrededor del 55% en los dos sistemas). También podría señalar que una parte de las semillas incorporadas al banco a través de la lluvia han germinado ese otoño y han dado lugar a la vegetación del año siguiente. Los análisis efectuados con el coeficiente de correlación de Spearman para contrastar si las especies más abundantes en la vegetación eran las que más contribuían a la lluvia de semillas otorgan valores algo más altos, pero tampoco significativos. Los escalados multidimensionales mostraron que los mayores desplazamientos se producían entre las muestras de vegetación y las de lluvia de semillas.

6.4.5. Relación lluvia de semillas-banco de semillas

La alta densidad de semillas aportada anualmente en los pastizales coincide con la elevada densidad de semillas que presentan los bancos del suelo. Las semillas recogidas en las muestras de arena estéril (3.459 semillas) suponen el 46,8% de las encontradas en los muestreos de banco de semillas de otoño (7.393), lo que da una idea de la importancia de este proceso en la dinámica anual de los bancos del pastizal. La simple adición de las semillas presentes en el suelo en primavera y las llegadas durante la misma primavera y el verano a través de la lluvia de semillas parece conformar el total de semillas contabilizadas en el banco de otoño.

Los pastizales muestran así un comportamiento coherente con lo contemplado en el capítulo 4, en relación con la variabilidad temporal de los bancos de semillas. La alta fluctuación estacional, con mínimos en primavera y máximos en otoño, se relaciona con la acumulación de semillas en el suelo tras la temporada de producción (Simpson *et al.*, 1989), a lo que sigue un vaciado del banco del suelo por germinación, tras las

primeras lluvias (Bartolome, 1979; Young *et al.*, 1981; Marañón, 1985a; Russi *et al.*, 1992; Espigares y Peco, 1993; Ortega, 1994; Ortega *et al.*, 1997).

Los resultados del matorral no son, en principio, tan esclarecedores. La densidad de semillas encontrada en la lluvia de semillas equivale al 98,2% de las recogidas en las muestras del banco de otoño. La densidad de semillas del banco de primavera más la lluvia de semillas fue superior a la densidad del banco de otoño de 1996 y la correlación entre estos dos subsistemas fue menor que en los pastizales.

Otros autores han encontrado densidades de semillas en la lluvia de semillas mayores de lo esperable según la densidad de semillas en el banco del suelo (ver p.e. Rabinowitz y Rapp, 1980; Hobbs y Mooney, 1985; Lee, 1993), espinoso asunto que explican por dispersión secundaria desde el suelo, rápida pérdida de viabilidad o latencias muy potentes que impiden la detección de las semillas por germinación en laboratorio.

Una explicación alternativa y/o complementaria sería que el banco de primavera sufriera pérdidas por germinación, posteriores a la fecha de recogida de las muestras de suelo. Es decir, que una parte considerable de las semillas recogidas en el muestreo de banco de primavera hubieran germinado posteriormente, a lo largo de la primavera y el principio del verano, por lo que habrían sido contabilizadas como semillas persistentes cuando, en rigor, serían transitorias de verano (*sensu* Ortega, 1994). De esta manera, los matorrales sufrirían un vaciado casi completo del banco del suelo, por lo que casi la única fuente de recarga provendría de los aportes de la lluvia de semillas. En este caso, sin embargo, la similitud entre las muestras de la lluvia de semillas y del banco de otoño sería más alta de lo que resultó (apenas un 40%). Desgraciadamente, esta hipótesis no es contrastable en este momento, por lo que sería recomendable realizar experimentos en esa dirección.

Otra teoría no descartable sería que el banco de semillas (y la lluvia) de los matorrales no pastoreados presenta una distribución espacial muy heterogénea, por lo que las estimas de densidad de semillas no serían completamente fiables. Por último, y tampoco desechable, existe la hipótesis de que las altas densidades de semillas encontradas en la lluvia se debieran a que las trampas de semillas evitaran o disminuyeran la depredación de las semillas, quizás por hormigas. De esa manera, las muestras de lluvia de semillas a pequeña distancia mostrarían un contenido en diásporas mayor que el esperado. Datos preliminares sobre depredación por hormigas en pastizales pastoreados y en matorrales sin pastoreo indican que, si bien en términos absolutos las tasas cuantitativas de consumo por hormigas son menores en

los matorrales, en términos relativos (en relación con la cantidad total de semillas disponibles en el suelo) podrían ser de mayor importancia que en sistemas pastoreados (F. Martín-Azcárate, en preparación). Análisis en profundidad podrán desvelar estas incógnitas.

CAPÍTULO 7. PROCESOS DISPERSIVOS A GRAN DISTANCIA

7.1. Introducción

La dispersión a gran distancia de las semillas es un proceso ventajoso para las plantas, ya que: i) aleja a la semilla del parental, donde las tasas de depredación pueden ser muy altas (Janzen, 1970) y la competencia con su progenitor puede ser intensa (Cook, 1980, en Collins y Uno, 1985); ii) sitúa a las semillas en *microlugares* adecuados para la germinación, *safe sites* (Harper *et al.*, 1965) y/o iii) desplaza las semillas hacia sitios recientemente perturbados, donde la probabilidad de germinación y supervivencia es más alta (Baker, 1974). Todos estas alternativas no son mutuamente excluyentes, aunque su importancia relativa puede variar, dependiendo del hábitat considerado (Howe y Smallwood, 1982; Stiles, 1992). De hecho, puede resultar complicado diferenciar exactamente una de otra (Willson, 1992). La dispersión influye, de esta manera, en la dinámica y persistencia de las poblaciones, en la distribución y abundancia de las especies y en la estructura de la comunidad (O'Hara y Weisser, 1999).

Este proceso tan beneficioso para las plantas ha generado la aparición de estructuras especiales para la dispersión (Stiles, 1992), tales como cubiertas duras y porciones carnosas, ganchos, alas, sistemas de flotación, etc., idóneas para la dispersión por ingestión, por adhesión, por viento o por agua, respectivamente. El modo de dispersión es un factor que afecta a la capacidad de cualquier especie vegetal para colonizar un área nueva, especialmente aquellas que se encuentran a cierta distancia de la fuente de semillas.

En alguna ocasión se ha documentado que, en medios áridos, los mecanismos de dispersión balísticos o por viento son los predominantes (Collins y Uno, 1985) y que, a medida que disminuye el estrés hídrico, la importancia de los animales como dispersantes se va incrementando (Howe y Smallwood, 1982; Willson *et al.*, 1990; Willson, 1992). La gran mayoría de animales que dispersan semillas son, o bien vertebrados, o bien hormigas (Stiles, 1992). Los animales dispersan semillas activamente, mediante un proceso de consumo selectivo de diferentes semillas o frutos, o pasivamente, cuando se unen a la piel, las uñas, etc., o cuando son consumidas incidentalmente, al pastar las partes verdes de la planta (Stiles, 1992).

7.1.1. Endozoocoria

Los estudios sobre relaciones animal-planta, en general, y sobre la endozoocoria, en particular, se han centrado, de forma prioritaria, en aspectos relacionados con el consumo por parte del herbívoro y la consiguiente perturbación que sufre la planta (Crawley, 1983), así como en el análisis de parámetros estructurales de una comunidad sometida a uso ganadero (van den Bos y Bakker, 1990; Montalvo *et al.*, 1993; Ortega, 1994; Ortega *et al.*, 1997; Peco *et al.*, 1998b).

En este sentido, se han desarrollado una serie de teorías sobre la influencia que el pastoreo tendría sobre las comunidades vegetales. Básicamente, todas ellas residen en la idea de que el ganado desplaza, por consumo selectivo, a aquellas especies de mayor palatabilidad, permitiendo la entrada u ocupación de espacios por otras especies. Este proceso se vería reforzado por la existencia de numerosas perturbaciones producidas por el ganado (hozadas, pisoteo, deposiciones, orina, etc.), que generarían un amplio universo de pequeños y diferentes lugares aptos para la germinación y el establecimiento de muchas especies distintas (Noy-Meir *et al.*, 1989; Oesterheld y Sala, 1990). Estas especies, además, habrían llegado a estos lugares por diferentes medios, siendo uno de ellos, si no el más importante, el propio animal (Howe y Smallwood, 1982). De esta manera, el pastoreo produciría un incremento de la diversidad de forma unimodal, con máximos a los niveles intermedios de perturbación (Milchunas *et al.*, 1989; Louda *et al.*, 1990; Puerto *et al.*, 1990; Tilman y Downing, 1994). Russi *et al.* (1992) y, sobre todo, Malo (1995; 1999a) y Malo y Suárez (1994; 1995a; 1995b; 1995c; 1996a; 1996b; 1997) han estudiado intensamente la endozoocoria por mamíferos herbívoros en pastizales mediterráneos similares a los aquí investigados, concluyendo que la dispersión de semillas en excrementos es un proceso de gran importancia en la dinámica de las comunidades vegetales, además de sugerir que este mecanismo podría contribuir a incrementar la homogeneidad a gran escala de los sistemas sometidos a pastoreo, aumentando el flujo de semillas entre diferentes comunidades.

Un aspecto que ha generado controversia es la posible coevolución herbívoros-plantas. En 1984, D. H. Janzen postuló que los grandes herbívoros podrían ser dispersantes habituales de semillas en sistemas pastoreados. En su hipótesis, formulada como "*foliage as a fruit*", proponía que algunas plantas ofrecían sus partes verdes como atrayente para los herbívoros que, de manera incidental, dispersarían las semillas en sus excrementos. Asimismo, se exponía la posibilidad de que algunas características de las plantas hubieran evolucionado para promover su consumo por

parte de los animales, y facilitar así la dispersión lejos del parental. Esta hipótesis ha recibido severas críticas y acaloradas defensas. Por ejemplo, Collins y Uno (1985) consideraban que la dispersión tras el consumo puede ser un suceso eventualmente importante, aunque de naturaleza facultativa, y que en medios frecuentemente perturbados por el tránsito de animales, la dispersión a gran distancia no resultaría tan imprescindible como en medios poco perturbados. En términos semejantes se manifestó Dinerstein (1989). Como ejemplo contrario, Quinn *et al.* (1994) realizaron un encendido, a la par que fundamentado, alegato en defensa de la citada hipótesis, argumentando que determinadas especies muestran características inequívocas de su adaptación a la endozoocoria. En relación con este aspecto, Malo (1995) estimó que sus resultados apoyaban en parte la posibilidad de un proceso coevolutivo entre herbívoros y plantas dispersadas. Si bien la citada hipótesis resulta un caso paradigmático, aunque controvertido, de las relaciones entre animales y plantas, lo que parece indudable es la importancia de la endozoocoria en el mantenimiento de las comunidades vegetales, tanto en el proceso de generación de microhábitats favorables a la germinación como en el transporte de semillas hasta dichos microhábitats.

7.1.2. Exozoocoria

La dispersión de semillas por exozoocoria, epizoocoria o adhesión es un tema que suele evitarse en la mayoría de los estudios de dispersión en comunidades. La única revisión existente sobre el tema se centra en las circunstancias que han favorecido el desarrollo de estructuras morfológicas adaptadas a la dispersión por adhesión (Sorensen, 1986), siendo escasísimos los estudios que cuantifican o evalúan este mecanismo dispersivo. Sirva como ejemplo de ello el trabajo desarrollado por J. E. Malo (1999b y comunicación personal) quien, en una revisión sobre dispersión de semillas por mamíferos, encontró, para un mismo esfuerzo de búsqueda, alrededor de 350 referencias sobre endozoocoria, y menos de 20 sobre exozoocoria.

Entre la exigua bibliografía aparecen trabajos sobre adaptaciones morfológicas de semillas (Mori y Brown, 1998; Arqueros *et al.*, 1999), sobre relaciones ancestrales entre animales y plantas epizoócoras (Milton *et al.*, 1990) y algunos estudios experimentales sobre transporte en animales o en el hombre (Agnew y Flux, 1970; Bullock y Primack, 1977; Molinillo y Farji Brener, 1993; Fischer *et al.*, 1996; Olson *et al.*, 1997). En general, se han obtenido escasas conclusiones funcionales; entre ellas que la exozoocoria parece ser un fenómeno de gran importancia en medios perturbados y pastoreados (Sorensen, 1986; Milton *et al.*, 1990; Willson *et al.*, 1990), y

que su trascendencia en la dinámica general de los sistemas podría superar a la de la endozoocoria (Sorensen, 1986). Sin embargo, en la mayoría de los casos se trata de hipótesis que no han sido testadas. Esta evidente laguna en el conocimiento de la exozoocoria ha de ser cubierta con trabajos de campo (Fischer *et al.*, 1996), que permitan completar el aún vago esquema de funcionamiento de este vector dispersivo, y su relación con la dinámica general de los sistemas.

7.1.3. Anemocoria

La anemocoria es uno de lo mecanismos de dispersión de semillas más investigados, al menos desde el punto de vista de parámetros de vuelo o distancia de caída de semillas en una o varias especies (Rabinowitz y Rapp, 1981; Matlack, 1987; Greene y Johnson, 1990; Andersen, 1992; Andersen, 1993; Redbo-Torstensson y Telenius, 1995; Hensen y Müller, 1997), o describiendo las adaptaciones morfológicas para la anemocoria de una comunidad (Mori y Brown, 1994).

Las conclusiones más relevantes de los estudios sobre anemocoria se han centrado en la distancia de vuelo y los parámetros morfológicos que pueden determinar el máximo alcance de una diáspora, aunque este asunto ha levantado cierta controversia. Así, algunos autores afirman que la altura de la planta materna, las características de la vegetación circundante, el peso y el tamaño de la semilla y/o las condiciones del viento suelen ser datos suficientes para predecir los patrones de deposición de semillas (Chambers y MacMahon, 1994), o que la distancia potencial de dispersión es mayor para las especies que alcanzan más altura en sus hábitats respectivos (Willson, 1992). Sin embargo, también existen trabajos que determinan que la distancia de dispersión a la que llegan las semillas de muchas especies de Gramíneas no parece verse afectada por la altura de la planta (Rabinowitz y Rapp, 1981). También se han estudiado las adaptaciones morfológicas para el vuelo (Matlack, 1987), aunque parece demostrado que la dispersión por viento no es exclusiva de semillas con aparatos específicos, puesto que también es habitual en especies de semillas muy pequeñas, como las de las Orquidiáceas (Willson, 1992).

La influencia real de la anemocoria sobre la dinámica de las comunidades vegetales es una materia menos tratada. Salisbury (1975, 1976, en Greene y Johnson, 1986) afirmó que la anemocoria es un mecanismo de dispersión menos eficiente que la zoocoria, ya que se trata de un sistema indiscriminado, mientras que la dispersión mediada por animales es más dirigido a *microlugares* adecuados para la germinación.

En cualquier caso, la importancia de la dispersión por el aire, al menos a grandes distancias, continúa levantando cierta polémica. Collins y Uno (1985) afirmaron que, en medios áridos, la dispersión por viento y aquella mediada por procesos balísticos son las predominantes. Otros autores aseveran que el papel del viento en la dispersión de semillas es sorprendentemente insignificante, al menos en pastizales (Thompson, 1992; Poschlod *et al.*, 1996).

7.1.4. Objetivos

Con los antecedentes someramente expuestos parece evidente que los procesos de dispersión a gran distancia (exceptuando la endozoocoria) no están suficientemente analizados en los sistemas mediterráneos, ni permiten explicar su papel en la dinámica funcional de las comunidades. No es el objetivo de este capítulo realizar una descripción detallada de los procesos de dispersión que se producen en sistemas pastoreados y no pastoreados, trabajo que, en sí mismo, constituiría el objeto de una tesis. Se trata, simplemente, de conocer si estos procesos dispersivos podrían jugar un papel relevante dentro de la dinámica general de la vegetación y de los bancos de semillas de ambos sistemas. Para ello se realiza una aproximación a los tres principales vectores de dispersión lejana (endozoocoria, exozoocoria y anemocoria), con el deseo de conocer su importancia relativa en los dos sistemas. Este planteamiento necesita de una descripción de las semillas movilizadas, a que especies pertenecen, en qué cantidad se dispersan y cuál es el parecido de los espectros florísticos dispersados con la composición de la vegetación y del banco de semillas del suelo de ambos sistemas. Las preguntas que pueden dirigir este capítulo serían las siguientes:

- ¿Cuántas semillas y especies se dispersan a gran distancia?
- ¿Existen diferencias entre sistemas, al menos para la exozoocoria y la anemocoria?
- ¿Se parecen las muestras de los experimentos de dispersión a la vegetación? ¿Y al banco de semillas?
- Las especies presentes en las muestras de los distintos mecanismos investigados... ¿presentan adaptaciones hacia un tipo concreto de dispersión? ¿Existen diferencias entre sistemas?
- ¿Son importantes estos procesos para la dinámica general de los sistemas estudiados?

7.2. Materiales y Métodos

A lo largo de este capítulo se utilizan los datos de una serie de muestreos para tres diferentes métodos de dispersión: endozoocoria, exozoocoria y anemocoria. Las técnicas utilizadas en cada caso se explican separadamente.

7.2.1. Metodología para el análisis de la dispersión endozoócora

7.2.1.1. Métodos generales

Para la cuantificación de la endozoocoria se procedió a la recolección de excrementos frescos de vaca, caballo y conejo, a lo largo de la época de mayor producción de semillas. Las fechas concretas fueron: 2, 13 y 29 de junio, 13 y 20 de julio de 1996, para los casos de la vaca y el caballo. En cuanto al conejo, el diseño muestral preveía la recogida de excrementos en las mismas fechas que para los otros dos animales. Sin embargo, las prospecciones normales en busca de excrementos frescos no ofrecieron resultados. En conversaciones posteriores con la Asociación de Cazadores de San Agustín, entidad que explota cinegéticamente la Dehesa de Moncalvillo, se constató la práctica ausencia de conejos en la finca y sus alrededores (incluyendo las fincas del término de Pedrezuela, donde se situaban los matorrales no pastoreados en estudio). A pesar de la escasez de conejos, se realizó una campaña intensiva de muestreo en una única fecha (5 de julio), que permitió, aunque con dificultad, recoger excrementos en las dos zonas en estudio. Este esfuerzo sirvió, al menos, para verificar que la escasez de este lagomorfo era tan patente como alarmante.

La elección de fechas, al igual que ocurrió con la selección de la metodología de recogida, procesado y cultivo de muestras, se fundamentó en trabajos anteriores, realizados en sistemas similares y cercanos (Malo, 1995; Malo y Suárez, 1995a, 1995b), en los que se encontró la máxima densidad de semillas en excrementos de vaca y otros herbívoros durante el final de la primavera y los principios del verano. Por supuesto, el espectro florístico que se obtiene con este diseño muestral no es el total potencial, ya que se eliminan aquellas especies cuya fructificación es anterior o posterior a dichas fechas, aunque imposiciones de tiempo y espacio de invernadero obligaron a restringir la amplitud del muestreo. El porcentaje de especies no recogidas se estima cercano al 15%, al comparar con los datos aportados por Malo (1995).

Las muestras de excrementos de vaca y caballo se tomaron, siempre que fue posible, en las proximidades de las parcelas permanentes descritas en el capítulo 2, y utilizadas para los análisis de vegetación, banco de semillas y lluvia de semillas a pequeña distancia, aunque la querencia natural de los animales, especialmente durante los meses de verano, obligó a recoger muestras en zonas más alejadas.

Evidentemente, esta parte del trabajo se restringió a los pastizales, para el caso de la vaca y del caballo, ya que los matorrales no reciben ganado doméstico de forma efectiva desde hace al menos 40 años, como se explicó en el capítulo 2.

Así pues, en las fechas citadas se recogieron 8 muestras de excremento de cada animal, lo que totalizó 40 muestras para vaca y caballo y 16 para conejo (8 en pastizales y 8 en matorrales). Las muestras de la vaca y el caballo se tomaron de deposiciones diferentes y suficientemente alejadas, que pudieran suponerse como procedentes de distinto individuo. Las de conejo, con las limitaciones ya comentadas, se tomaron de puntos diferentes del pastizal y del matorral, y en número suficiente como para aceptar que en cada muestra se recogían excrementos de individuos diferentes.

Una vez trasladadas al laboratorio, las muestras se secaron en bolsas de papel a temperatura ambiente, y fueron conservadas en oscuridad hasta el mes de septiembre, momento en que se procedió a triturarlas suavemente, para evitar la destrucción de semillas. Posteriormente se colocaron 3 gr. de excremento por muestra, mezclado con 20-25 gr. de arena estéril (24 horas en estufa seca, a 140ºC) sobre una gasa que separaba cada muestra de un relleno de vermiculita, todo ello en pequeñas macetas o alvéolos de germinación, en capas no superiores a los 2 cm de profundidad. De esta manera, se cultivaron 120 gramos de excremento de vaca, 120 gramos de caballo y 48 de conejo (24 gramos por zona).

Las macetas se colocaron en el invernadero, sobre bandejas de plástico, para facilitar el riego por capilaridad, que se efectuaba siempre que fuera necesario. Las bandejas eran cambiadas de posición en el invernadero, y el sustrato cuidadosamente removido, cada cierto tiempo, para homogeneizar el tratamiento y mejorar la germinación de las semillas más profundas. Varias bandejas de tierra vegetal estéril se utilizaron para la detección de contaminaciones por semillas anemócoras, con resultados negativos.

Las muestras fueron cultivadas durante dos periodos completos de germinación (de septiembre de 1996 a julio de 1998), con una interrupción en el suministro de agua

durante el mes de agosto de 1997, tras comprobar que ninguna plántula había emergido durante el mes anterior. Las plántulas, al igual que se ha comentado para otros experimentos de esta tesis, se arrancaban en cuanto eran reconocidas, o bien se trasplantaban a otras macetas hasta que su crecimiento permitiera la identificación. A pesar de ello, algunos ejemplares de los géneros *Trifolium* y *Vulpia* murieron antes de su floración y, por tanto, no pudieron ser determinados. Estos individuos se agruparon bajo el genérico *Trifolium* spp. y *Vulpia* spp. y se han incorporado a los análisis, dada la importancia de sus números.

7.2.1.2. Análisis estadísticos

Los datos de densidad de semillas y de riqueza de especies fueron comparados entre animales, por medio de un test de la U de Mann-Whitney, debido a la ausencia de homocedasticidad, incluso tras transformación logarítmica.

La similitud cualitativa fue calculada mediante el índice de Jaccard. La similitud interfechas se calculó como la media de todos los posibles pares, y se comparó por medio de un test de la U de Mann-Whitney. También se calculó el parecido cuantitativo mediante el índice de correlación de Spearman, y se comparó mediante el mismo test. La matriz de correlación obtenida se utilizó para generar un Escalado Multidimensional (configuración inicial de Guttman-Lingoes),.

Se ha comparado el espectro florístico del total de los excrementos recogidos en los pastizales pastoreados (vaca, caballo y conejo) con los recogidos en los muestreos de los pastizales de vegetación del mismo año (1996) y de banco de semillas del otoño siguiente, por medio de un índice de Jaccard y con el índice de correlación de Spearman.

7.2.2. Metodología para el análisis de la dispersión exozoócora

7.2.2.1. Métodos generales

La estimación de las semillas dispersadas exozoócoramente plantea serios problemas metodológicos. Fundamentalmente, resulta muy complicado conocer cuántas semillas dispersa en su piel y patas un animal, cuándo se prendió esa semilla, de dónde procede y cuánto tiempo puede permanecer enganchada antes de caer al suelo. Por supuesto, varias de estas dudas son aplicables a los procesos de endozoocoria, aunque el primero de ellos (la estimación de cuántas semillas y de qué especies se

dispersan) resulta más sencilla de resolver. Los inconvenientes del diseño muestral se acrecientan debido, fundamentalmente, a la escasez de publicaciones sobre el tema que permitieran conocer distintas técnicas. Las metodologías utilizadas en algunos de los estudios previos son de complicada aplicación en los sistemas que se estaban estudiando. Por ejemplo, se ha utilizado la técnica de captura de animales, y posterior recuento de las semillas en ellos prendidas (Agnew y Flux, 1970; Olson *et al.*, 1997). Este método presentaba diversos inconvenientes, entre los cuales el mayor era proceder a la captura de vacas y caballos. Respecto a los conejos, la escasez de los mismos en la zona de estudio, así como las conversaciones mantenidas con miembros de la Asociación de Cazadores, fueron razones suficientes para abandonar la idea. En algún trabajo se ha utilizado una oveja artificial, a escala 1:1 (Fisher *et al.*, 1995, 1996), a la que, tras recorrer transectos predeterminados, se le extraían las semillas en ella enganchadas. La posibilidad de fabricar vacas y caballos a tamaño natural no se llegó a plantear, por razones obvias, por lo que fue necesario idear una nueva técnica que permitiera, al menos, efectuar una comparación objetiva entre sistemas de la cantidad de semillas y especies que podrían ser dispersadas por exozoocoria. Finalmente se optó por una metodología que combinaba rapidez, comodidad y bajo precio, aun a expensas de disminuir la precisión de las estimas. De esta manera se realizaron, en cada zona de estudio, seis transectos de 300 pasos (aproximadamente 200 metros), cinco en las proximidades de cada parcela permanente, más otro aleatorio, que se recorrieron caminando con calcetines de lana reciclada sobre el calzado. Con ellos se pretendía emular, salvando las distancias, la captura de semillas que se efectúa, no intencionadamente, durante el tránsito de los animales. Esta metodología no había sido probada anteriormente, aunque una técnica parecida (estimando capturas de semillas sobre ropas de algodón) fue utilizada por Bullock y Primack (1977) en un estudio comparativo de dispersión por adhesión. Por supuesto, el método utilizado no pretendía recoger el espectro de especies y semillas que se dispersan exozoócoramente, ni realizar una descripción detallada de este proceso, sino, tan sólo efectuar una comparación entre sistemas, en referencia a la potencialidad de dispersión de este vector.

Los transectos se efectuaron el 31 de julio de 1996, tras los cuales, los calcetines fueron colocados en bolsas de papel individuales y se trasladaron al laboratorio, donde se conservaron, en lugar oscuro y fresco, hasta el siguiente otoño. En los primeros días del mes de octubre, cada calcetín fue cuidadosamente plegado y colocado junto a su pareja sobre tierra vegetal esterilizada, en bandejas de papel de aluminio agujereadas. Estos recipientes fueron a su vez ubicados sobre bandejas mayores y colocadas en el invernadero. Las bandejas se regaban por capilaridad cuando era necesario, y el procedimiento de identificación y arrancado de plántulas fue idéntico al

comentado para cualquiera de las anteriores pruebas de germinación descritas en esta memoria. Cada cierto tiempo, cuando ninguna germinación nueva era registrada, se procedía a voltear con precaución los calcetines para exponer a la luz las otras caras, aunque la estructura de la lana era suficientemente porosa como para permitir la germinación de todas las semillas. Los calcetines se mantuvieron en el invernadero durante dos ciclos completos de germinación (de octubre de 1996 a julio de 1998), con una interrupción en el suministro de agua durante el mes de agosto de 1997, tras comprobar que ninguna plántula había emergido durante el mes anterior.

7.2.2.2. Análisis estadísticos

Al igual que ocurrió con los datos de endozoocoria, los datos de densidad de semillas y de riqueza de especies fueron comparados entre sistemas, por medio de un test de la U de Mann-Whitney, debido a la ausencia de homocedasticidad, incluso tras transformación logarítmica.

Igualmente, se ha utilizado el índice de similitud de Jaccard y el de correlación de Spearman para comparar los espectros florísticos de los dos sistemas. Para conocer si existían diferencias en la similitud y la correlación intra e intersistemas, se ha realizado un test de Kruskal-Wallis, y comparaciones *a posteriori*. También se han comparado los espectros florísticos recogidos en las muestras de exozoocoria con los correspondientes a la vegetación y al banco de semillas.

Por último, y de forma común para la endozoocoria y para la exozoocoria, las especies recogidas en todos los muestreos efectuados hasta el momento fueron clasificadas en función de las adaptaciones de sus semillas o frutos a la dispersión en tres clases: anemócoras (con alas, vilanos o similares, que faciliten el vuelo), exozoócoras (con ganchos, puntas o similares, que ayuden a fijarse al pelo o piel de los animales) y pasivas (sin adaptaciones especiales). Para conocer si las especies presentes en las muestras de cada mecanismo dispersivo estaban adaptadas a ese tipo de dispersión se han realizado tests de la χ^2, tanto para los datos totales, como para los datos por sistema, frente a los datos de los muestreos de vegetación obtenidos el mismo año (1996).

7.2.3. Metodología para el análisis de la dispersión anemócora

7.2.3.1. Métodos generales

Al igual que ocurre con el muestreo de las semillas dispersadas exozoócoramente, la anemocoria presenta graves problemas de diseño para su estimación[1]. En este caso tampoco se han encontrado muchos estudios previos que realizaran análisis a un nivel de comunidad, ya que la gran mayoría de las publicaciones se refieren a adaptaciones morfológicas y capacidad de vuelo de las semillas, normalmente en una especie o en un grupo reducido de especies (ver referencias en la Introducción).

En algún caso, se han realizado experimentos para la estimación de la anemocoria en comunidades vegetales de Alemania, en los que se instalaban sondas o trampas de semillas en el suelo, con embudos de captación de distinto diámetro, y se procedía a la eliminación total de la vegetación circundante, a distancias crecientes de la trampa (Jackel y Poschlod, 1994; P. Poschlod, comunicación personal). Este diseño se probó durante varias semanas en zonas cercanas a la Universidad Autónoma de Madrid, aunque la ausencia de resultados positivos (no se recogió ninguna semilla) hizo que se desechara esta metodología, que une a su elevado coste de implantación, la práctica imposibilidad de llevarlo a cabo en las zonas de estudio.

La técnica utilizada finalmente consistió en la colocación sobre el suelo de tiestos de plástico (16 cm de altura y 18 de diámetro), fijados al suelo mediante un clavo, y con una fina capa de arena estéril (menos de 1 cm) en su fondo, para facilitar la captura de las semillas. Los agujeros presentes en los tiestos se cubrieron con una malla de 0,100 mm de diámetro, que permitiera el drenaje, pero impidiera la pérdida de semillas. La ubicación sobre el suelo de los tiestos, junto con su altura, pretendía evitar la caída de semillas procedentes de plantas adyacentes, y permitir la captura únicamente de semillas con capacidad de vuelo a larga distancia. Para ello se arrancaron todas las plantas cercanas a los tiestos (en un diámetro aproximado de 1 m alrededor de las trampas), y que sobrepasaban la altura de los mismos. Una técnica similar ha sido utilizada con éxito por Kollman y Pirl (1995).

Los tiestos se colocaron en dos de las parcelas permanentes comentadas en el capítulo 2, una en cada zona de estudio, y asociados a los cuadrados permanentes de

[1] En este capítulo se hace referencia a la anemocoria como dispersión por viento a larga distancia, ya que la correspondiente a corta distancia se ha tratado extensamente en el capítulo anterior.

vegetación (n=20, en cada parcela). Los tiestos permanecían 1 semana en el campo, tras la cual eran retirados, colocando cuidadosamente en bolsas individuales de papel la arena estéril dispuesta en su fondo. Este proceso se repitió en 4 ocasiones, durante los meses de mayo, junio, julio y agosto de 1997. En todos los casos, la colocación y la retirada de los tiestos eran parejas en ambas zonas de estudio, excepto en el muestreo del mes de julio, en el que los tiestos de la parcela de pastizal fueron sustraídos, por lo que debieron ser repuestos, ocasionando un retraso de una semana en este muestreo.

Tras la recogida de todas las muestras de arena estéril, se procedió a su examen bajo binocular, para detectar aquellas semillas que hubieran llegado a los tiestos, así como su identificación mediante comparación con colecciones. El número de semillas encontrado fue extraordinariamente bajo, por lo que únicamente se exponen los datos y se excluye la realización de análisis estadísticos.

7.3. Resultados

7.3.1. Endozoocoria

7.3.1.1. Resultados generales de los muestreos de endozoocoria

En las muestras de excrementos de los tres animales se encontraron un total de 2.572 semillas, pertenecientes a 68 especies (tabla 7.1), incluyendo entre ellas semillas asignadas a *Vulpia* spp. y *Trifolium* spp. Estos datos equivalen a la germinación de 8,93 semillas por gramo de excremento seco.

Tabla 7.1. Semillas germinadas y número de especies aparecidas en las muestras de excrementos de los tres animales, tras dos temporadas de germinación en invernadero. Los datos de vaca y caballo se refieren a las cinco fechas de muestreo, en los pastizales pastoreados. Los datos de conejo se refieren a las muestras recogidas en pastizales pastoreados y matorrales sin pastoreo, en una única fecha.

	Vaca	Caballo	Conejo (Pastizal)	Conejo (Matorral)
nº de germinaciones	1.373	1.051	118	30
nº de especies	50	46	19	10
Tamaño muestral	40	40	8	8
	(120 gr)	(120 gr)	(24 gr)	(24 gr)

Esto en lo que hace referencia a los datos totales, ya que, al tratar los datos por animales, la vaca fue la que dispersó mayor número de semillas por gramo de excremento (11,4 sem/gr), mientras que el caballo presentó valores algo menores (8,76 sem/gr). El conejo mostró los totales más bajos, con 4,92 sem/gr en los pastizales y 1,25 sem/gr en los matorrales.

7.3.1.2. Variabilidad entre animales

La densidad de semillas y la riqueza de especies presentes en los excrementos de vaca y caballo mostraron una clara variación a lo largo de los cinco muestreos realizados (figura 7.1), con máximos en el muestreo del 29 de junio. Los dos animales mostraron un patrón temporal similar, y no presentaron diferencias significativas ni en

la densidad de semillas ni en la riqueza de especies (densidad de semillas: U=11,0; p=0,754; riqueza de especies: U=10,0; p=0,600).

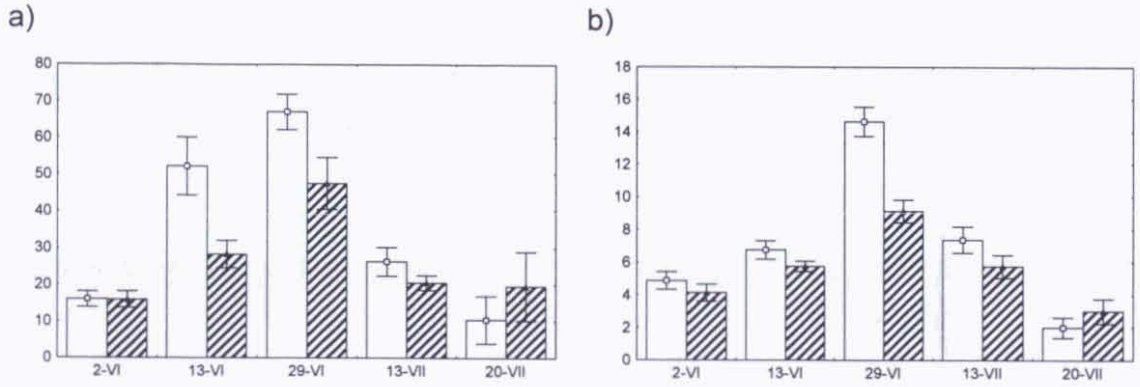


Figura 7.1. Número medio (± error típico) de **a)** germinaciones y **b)** especies, encontradas en las muestras de excrementos de vaca (blanco) y caballo (rayado), en las cinco fechas.

La densidad de semillas en los excrementos de vaca osciló entre las 3,46 sem/gr en el último muestreo (20 de julio) y las 22,29 sem/gr que presentó tres semanas antes (29 de junio), llegando a máximos de 29,3 sem/gr en una muestra de esta fecha. La densidad de semillas en el caballo osciló menos bruscamente, desde las 5,29 sem/gr en el primer muestreo (2 de junio), hasta las 15,83 sem/gr del tercer muestreo (29 de junio), y un máximo de 27 sem/gr en esa misma fecha. Ambos animales presentaron una muestra sin semillas en el último muestreo (20 de julio).

Las muestras de conejo presentaron valores máximos de 11 sem/gr en los pastizales por 2,33 sem/gr en los matorrales. Los mínimos fueron de 0,67 y 0 sem/gr, respectivamente. Por supuesto, estos datos no permiten realizar muchos malabarismos estadísticos. Sin embargo, sí debe comentarse que las muestras de excrementos recogidas en el pastizal presentaron densidades de semillas y de especies significativamente superiores a los excrementos recolectados en el matorral (densidad de semillas: U=5,0; p<0,005; riqueza de especies: U=6,5; p<0,01) (figura 7.2).

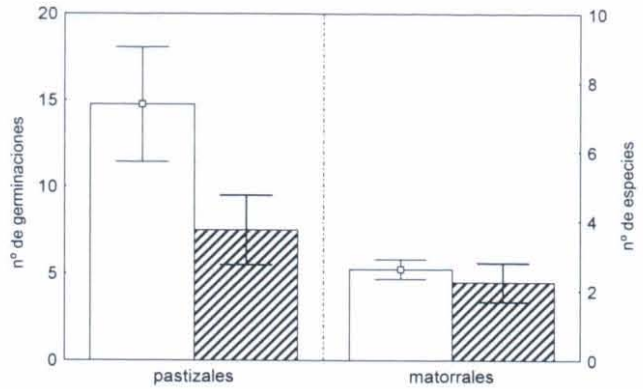


Figura 7.2. Número medio (± error típico) de germinaciones (blanco) y de especies (rayado) aparecidas en las muestras de excrementos de conejo en pastizales y matorrales.

7.3.1.3. Análisis taxonómico de las semillas dispersadas en los excrementos

En el total de las muestras de endozoocoria se encontraron 68 especies (incluyendo *Trifolium* spp. y *Vulpia* spp.), pertenecientes a 19 familias distintas. Las familias más abundantes se presentan en la figura 7.3, con los resultados divididos por animal.

En las muestras de vaca se encontraron 50 especies de 17 familias. El espectro dispersivo de este herbívoro pareció mostrar cierta tendencia hacia tres familias, ya que Cariofiláceas, Gramíneas y Compuestas presentaron 10 especies cada una. Esta abundancia de especies no se reflejó en un mayor número de semillas (figura 7.3.a), puesto que la familia más abundante fue Juncáceas, con 2,92 sem/gr, atribuibles en exclusiva a una única especie, *Juncus bufonius*. Esto fue similar a lo mostrado por las Cistáceas, que con una especie, *Tuberaria guttata*, fueron la tercera familia más abundante (2,62 sem/gr), por detrás de Leguminosas (2,68 sem/gr).

Por supuesto, estas dos especies mencionadas fueron las más abundantes en los excrementos, seguidas, ya más lejos, por *Trifolium* spp. (0,84 sem/gr) y por un trébol sí determinado, *Trifolium glomeratum* (0,80). Algo menos abundantes, aunque aún destacables, fueron *Herniaria hirsuta* y *Poa annua* (ambas con 0,63 sem/gr), *Spergularia purpurea* (0,43) y *Trifolium campestre* (0,35) (tabla 7.2).

En las muestras de caballo se encontraron 46 especies de 15 familias, dos de las cuales (Compuestas y Poligonáceas) no fueron encontradas en los excrementos de vaca. El espectro dispersivo del caballo fue ligeramente diferente al de la vaca (figura 7.3.b) ya que, aunque la familia más abundante volvió a ser Juncáceas (2,84 sem/gr, todas de *J. bufonius*), la segunda familia en abundancia fue Gramíneas (2,70 sem/gr,

pertenecientes a 8 especies), a pesar de que la familia mejor representada fue Cariofiláceas (11 especies, 0,74 sem/gr). Después de Leguminosas, que con 8 especies y 256 semillas fue la tercera familia más abundante, el resto se encontró en densidades muy inferiores (por ejemplo, la quinta familia es Plantagináceas, con 0,10 sem/gr).

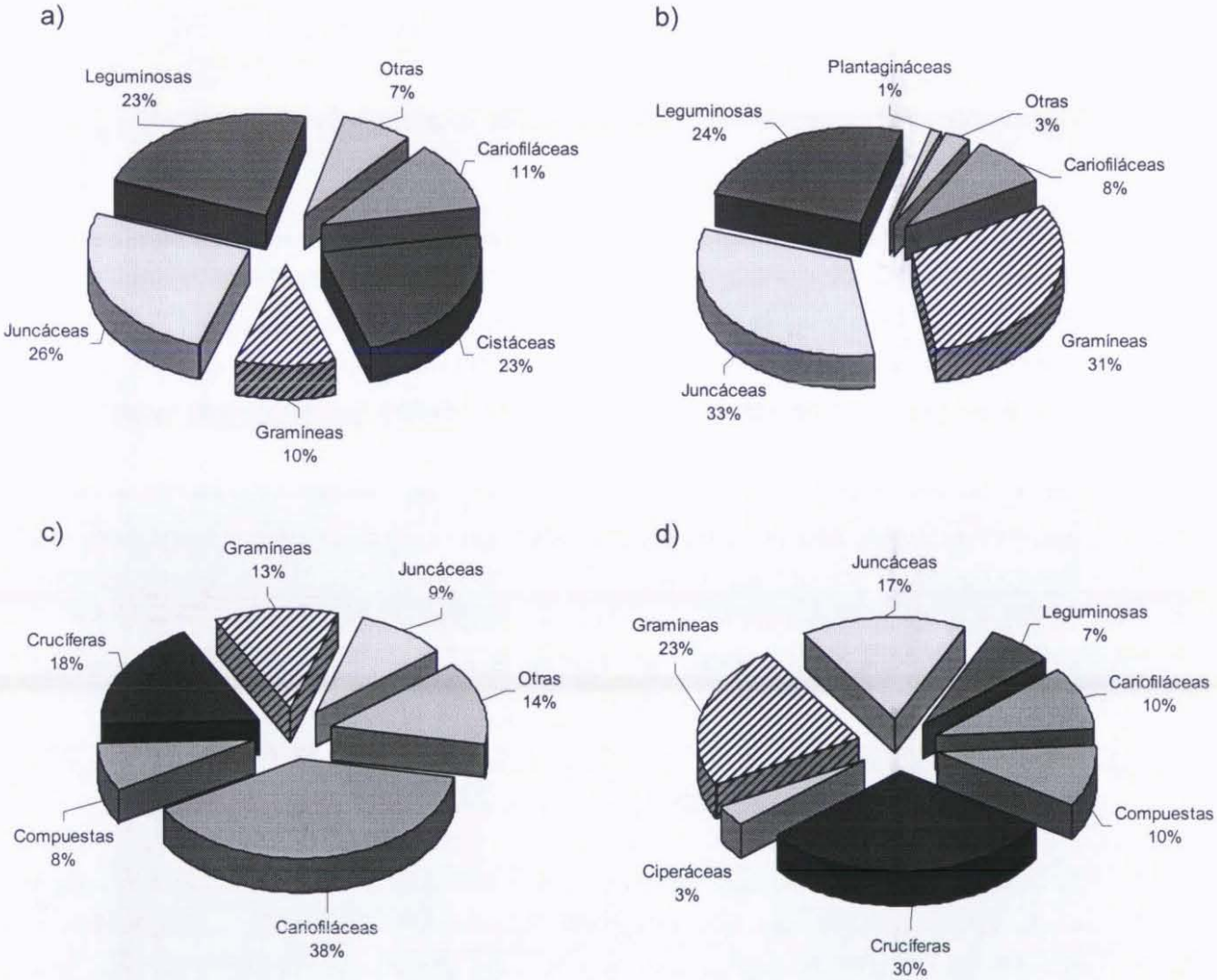


Figura 7.3. Composición taxonómica por familias de las semillas germinadas en las muestras de excremento de **a)** vaca; **b)** caballo; **c)** conejo en los pastizales y **d)** conejo en los matorrales.

Las dos especies más abundante fueron *J. bufonius*, ya comentada, y *Poa annua* (2,1 sem/gr). Menos abundante, pero de alta densidad aún, fue *Trifolium glomeratum* (1,05 sem/gr). Y ya más lejos aparecieron *Trifolium* spp. (0,70 sem/gr), *Herniaria hirsuta* (0,40) y *Vulpia muralis* (0,24) (tabla 7.2).

Tabla 7.2. Especies más abundantes en las muestras de excrementos de vaca y caballo. Se presentan con letra en ***negrita***, las especies con abundancia mayor de 1 sem/gr; en *normal*, las especies con abundancia entre 0,5 y 1 sem/gr y en *pequeña*, las especies más abundantes, pero con menos de 0,5 sem/gr.

VACA	CABALLO
Juncus bufonius	***Juncus bufonius***
Tuberaria guttata	***Poa annua***
Trifolium spp.	***Trifolium glomeratum***
Trifolium glomeratum	*Trifolium* spp.
Herniaria hirsuta	*Herniaria hirsuta*
Poa annua	*Vulpia muralis*
Spergularia purpurea	*Trifolium dubium*
Trifolium campestre	*Trifolium arvense*
Trifolium dubium	
Ornithopus compressus	

En las muestras de excrementos de conejo, recogidas en los pastizales, de menor tamaño muestral que las de vaca y caballo, se encontraron 19 especies de 10 familias (figura 7.3.c y d). La familia más abundante fue Cariofiláceas (1,92 sem/gr.), aunque casi todas las semillas pertenecían a una única especie, *Herniaria hirsuta* (1,79 sem/gr). La siguiente familia fue Crucíferas (0,88 sem/gr), nuevamente con una especie como preponderante: *Capsella bursa-pastoris* (0,83 sem/gr). Tras estas dos especies, apareció *Juncus bufonius* (0,46 sem/gr), y el resto fueron ya muy escasas.

Las especies encontradas en los excrementos de conejo procedentes de la zona de matorral presentaron densidades aún más exiguas. Tan sólo por comentar algunas de ellas debe mencionarse a *C. bursa-pastoris* (0,38 sem/gr) y *J. bufonius* (0,21 sem/gr).

7.3.1.4. Similitud de la composición florística

La similitud cualitativa entre fechas de las muestras de vaca y caballo fue muy baja (superando sólo ligeramente 0,2 en el índice de Jaccard; figura 7.4). Ninguno de estos valores presentó diferencias significativas (test de la U de Mann-Whitney; U=42,5; p=0,570). Del mismo modo, la correlación media, según el índice de Spearman, no mostró diferencias entre animales (test de la U de Mann-Whitney; U=48,0; p=0,880; figura 7.4).

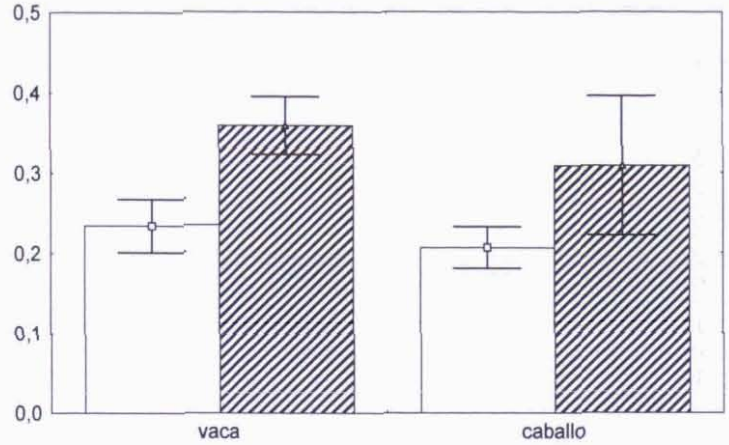


Figura 7.4. Valores medios (± error típico) de la similitud intermuestral cualitativa, calculada mediante el índice de Jaccard (blanco) y de la correlación de Spearman (rayado), para las muestras de excrementos de vaca y de caballo.

La figura 7.5 muestra la ordenación espacial de las muestras de excrementos de vaca y de caballo, en las cinco fechas de muestreo, calculada a partir de una matriz de correlación de Spearman. En ella se puede apreciar que las muestras de un mismo animal mantienen un escaso parecido entre sí, pero que las muestras de ambos animales realizan el mismo recorrido a través del espacio bidimensional, lo que se entiende como una escasa segregación temporal en el consumo. De hecho, la correlación entre animales fue más alta que entre fechas de un mismo animal (superior a 0,35).

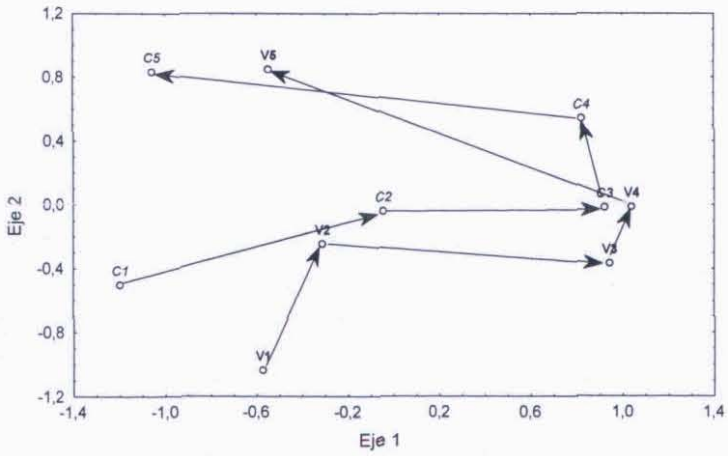


Figura 7.5. Escalado multidimensional de las muestras de excrementos de vaca y caballo, en las cinco fechas de recolección. V = vaca. C = caballo. Las fechas se indican por su número de orden en cada serie. Estrés final de la configuración=0,07.

7.3.1.5. Similitud endozoocoria-vegetación-banco de semillas

La similitud cualitativa de las muestras de vegetación de los pastizales (primavera de 1996) y de banco de semillas del suelo (otoño de 1996), con las muestras de excrementos de vaca, caballo y conejo recolectadas en los pastizales ofreció resultados relativamente bajos (tabla 7.3).

Tabla 7.3. Valores del índice de similitud de Jaccard y de correlación de Spearman (en negrita, las correlaciones significativas, tras aplicar la corrección de Bonferroni), para las comparaciones de las muestras de vegetación de los pastizales del año 1996 (veg96) y de las muestras de banco de semillas de otoño 1996 (ot96) con las muestras de endozoocoria recogidas en los pastizales. La última letra indica pastizales (p). En todos los casos, n = 166.

	veg96p	ot96p
Jaccard	0,478	0,489
Spearman	**0,446**	**0,503**

Los resultados del índice de correlación de Spearman fueron más esclarecedores, ya que las muestras de endozoocoria mostraron valores significativos para las dos comparaciones (tabla 7.3).

El mayor parecido entre las muestras de endozoocoria y las de vegetación y banco de los pastizales se puede comprobar visualmente en el escalado multidimensional efectuado a partir de una matriz de correlación de Spearman, en la que se incluyeron los distintos muestreos efectuados hasta el momento (Figura 7.6). En esta representación se aprecia cómo se disponen los dos sistemas en dos subespacios bien diferenciados, algo que ya se había visto en capítulos previos, y que las muestras de endozoocoria se colocan en un punto intermedio, aunque más cercanas a los pastizales.

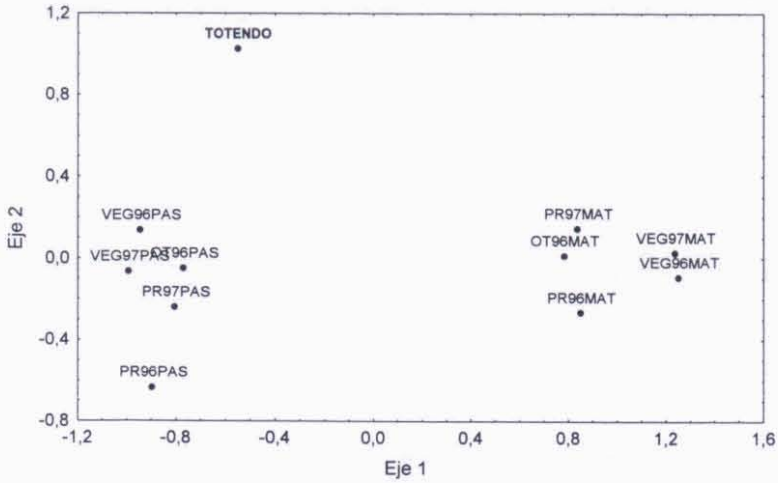


Figura 7.6. Escalado multidimensional de las muestras de excrementos de vaca, caballo y conejo recogidas en los pastizales (TOTENDO), de las muestras de vegetación de los años 1996 y 1997 (VEG) y de las muestras de banco de semillas de primavera 1996 (PR96), otoño 1996 (OT96) y primavera 1997 (PR97). Las tres últimas letras indican pastizales (PAS) o matorrales (MAT). Estrés final de la configuración=0,05.

7.3.1.6. ¿Están adaptadas a la endozoocoria las especies presentes en los excrementos?

La clasificación básica utilizada (especies adaptadas a la anemocoria, a la epizoocoria y especies de dispersión pasiva, ya sea barócora o endozoócora) permitió asignar tipos dispersivos a 166 especies. De ellas, 16 fueron asignadas a la clase anemocóra (9,64%), 24 a la epizoócora (14,46%) y 126 a la clase pasiva (75,90%).

Las semillas presentes en las muestras de endozoocoria fueron preferentemente de tipo pasivo, respecto a los porcentajes de este tipo de adaptaciones en las especies recogidas durante los muestreos de vegetación de 1996 en los pastizales (χ^2 = 22,83; $p < 0,001$). De hecho, de las 66 especies clasificadas de las que aparecieron en las muestras de excrementos, 51 correspondieron a plantas de dispersión pasiva.

7.3.2. Exozoocoria

7.3.2.1. Resultados generales de los muestreos de exozoocoria

En las muestras de calcetines de los doce transectos, en las dos zonas, se han encontrado un total de 2.130 semillas, pertenecientes a 66 especies (tabla 7.4), incluyendo entre ellas semillas asignadas a *Vulpia* spp.

Tabla 7.4. Total de semillas germinadas (entre paréntesis, media ± error típico) y número de especies aparecidas en las muestras de calcetines de las dos zonas de estudio, tras dos temporadas de germinación en invernadero (n=6).

	Pastizales	Matorrales
nº de germinaciones	854	1.276
	(144,33 ± 16,44)	(212,67 ± 35,59)
nº de especies	47	42
	(17,33 ± 0,76)	(16,33 ± 1,87)

A pesar de las aparentes diferencias entre sistemas, especialmente en el número de semillas, estas no resultaron significativas, ni para la densidad de semillas ni para la riqueza de especies (densidad de semillas: U=1,0; p=0,262; riqueza de especies: U=18,0; p=1,000) (figura 7.7).

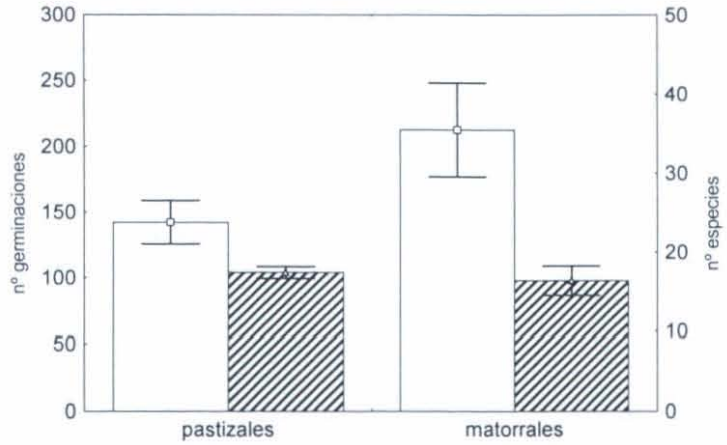


Figura 7.7. Número medio (± error típico) de germinaciones (blanco) y especies (rayado), encontradas en las muestras de exozoocoria en los dos sistemas en estudio.

7.3.2.2. Análisis taxonómico de las semillas presentes en los calcetines

Las 66 especies encontradas en el total de las muestras de exoozoocoria pertenecieron a 20 familias distintas. Las familias más abundantes se presentan en la figura 7.8, con los resultados divididos por sistema.

En las muestras de los calcetines de los pastizales pastoreados se encontraron 47 especies de 16 familias, cuatro de las cuales no aparecieron en las muestras de los matorrales (Quenopodiáceas, Ciperáceas, Onagráceas y Ranunculáceas). La familia más abundantes fue la de las Cariofiláceas, con 6 especies y 420 semillas, seguida de las Gramíneas que, a pesar de presentar el doble de especies (12), mostró menos de la mitad de semillas (204). El resto del espectro dispersivo estuvo más repartido, ya que Crasuláceas, Cistáceas, Umbelíferas y Rubiáceas presentaron densidades similares de semillas en las muestras.

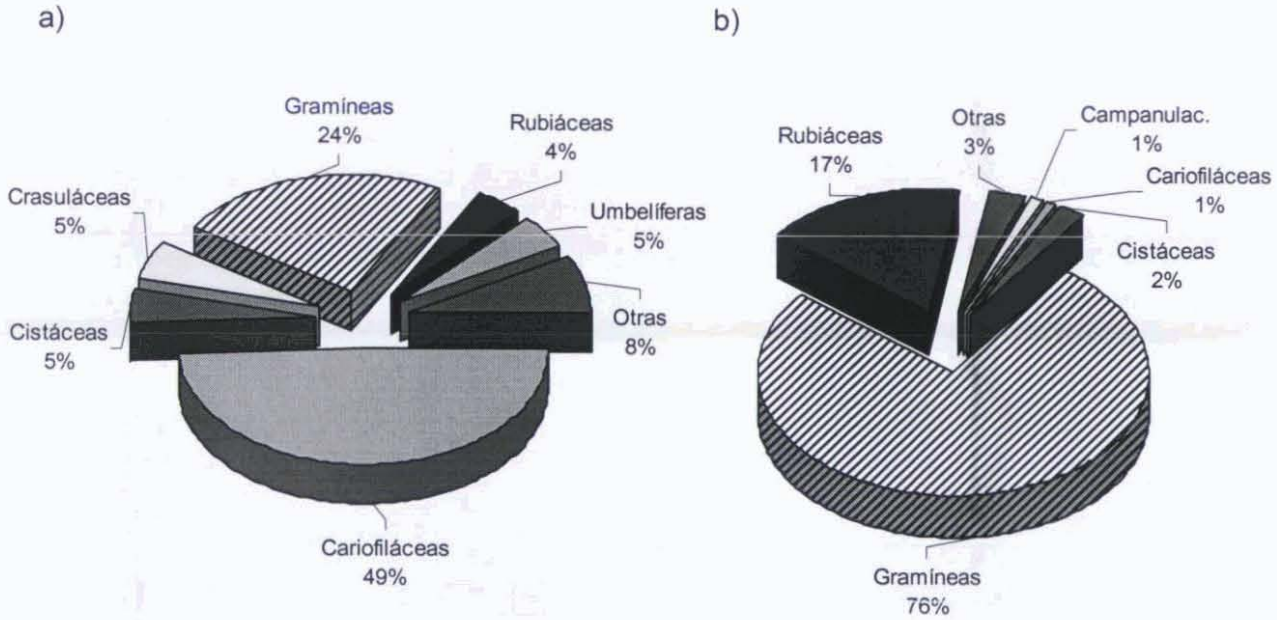


Figura 7.8. Composición taxonómica por familias de las semillas germinadas en las muestras de exozoocoria de **a)** pastizales pastoreados y **b)** matorrales sin pastorear.

La abundancia de las Cariofiláceas fue debida, prácticamente, a una única especie, *Herniaria hirsuta*, que presentó 411 semillas. El resto de las especies mostró abundancia mucho más modestas, ya que la siguiente especie en número de semillas fue *Vulpia muralis* (63 semillas), seguida de *Vulpia* spp. (52), *Daucus* sp. y *Tuberaria guttata* (40) y *Galium parisiense* (36) (tabla 7.5).

En las muestras de los matorrales no pastoreados se encontraron 42 especies de 14 familias, de las que tres (Labiadas, Escrofulariáceas y Valerianáceas) no fueron encontradas en las muestras de los pastizales. El espectro dispersivo de los matorrales fue muy diferente al de los pastizales (figura 7.8), con una familia, Gramíneas, extraordinariamente abundante (18 especies, 971 semillas), aunque gran parte de ellas son atribuibles a tres especies: *Corynephorus canescens* (408 semillas), *Vulpia muralis* (267) y *Vulpia* spp. (165). La segunda familia más abundante, aunque con muchas menos semillas que las Gramíneas, fue Rubiáceas (215), todas ellas pertenecientes a una única especie (*Galium parisiense*). Lógicamente, las cuatro especies nombradas fueron las más abundantes, y el resto presentó densidades de semillas muy inferiores. Por ejemplo, la quinta especie más abundante fue *Vulpia ciliata* (43 semillas), y la sexta fue *Vulpia myuros* (29) (tabla 7.5).

Tabla 7.5. Especies más abundantes en las muestras de exozoocoria de pastizales y matorrales. Se presentan con letra en ***negrita***, las especies con abundancia mayor de 100 semillas; en *normal*, las especies con abundancias entre 50 y 100 semillas y en *pequeña*, las especies más abundantes, pero con menos de 50 semillas en las muestras.

PASTIZALES	MATORRALES
Herniaria hirsuta	***Corynephorus canescens***
Vulpia muralis	***Vulpia muralis***
Vulpia spp.	***Galium parisiense***
Daucus sp.	***Vulpia* spp.**
Tuberaria guttata	*Vulpia ciliata*
Galium parisiense	*Vulpia myuros*
Sedum caespitosum	*Tuberaria guttata*
Poa annua	*Jasione montana*
Mibora minima	*Holcus setiglumis*
Poa bulbosa	*Aira caryophyllea*

7.3.2.3. Similitud entre sistemas de la composición florística

Como era de esperar, tras conocer el espectro dispersivo predominante en cada una de las zonas en estudio, la similitud cualitativa fue muy baja, tanto para los valores intrasistemas, como al comparar la composición florística de ambos sistemas. Aún así, los valores de similitud intrasistemas fueron significativamente superiores al valor de similitud intersistema (tabla 7.6 y figura 7.9). Esto es, los espectros dispersivos fueron muy diferentes entre sistemas, y el matorral presentó las réplicas menos dispersas que el pastizal, como se puede comprobar en el escalado multidimensional realizado a partir de la matriz de correlación de Spearman (figura 7.10.a)

Tabla 7.6. Valores medios (± error típico) de la similitud cualitativa (arriba), calculada mediante el índice de Jaccard y de la correlación (abajo), calculada con el coeficiente de Spearman, entre los espectros dispersivos presentes en las muestras de exozocoria. Comparaciones intra e intersistemas. La misma letra indica aquellos valores indistinguibles en el test de Kruskal-Wallis, a *posteriori*. Kruskal-Wallis, para Jaccard: H=21,30; p<0,0001; para Spearman: H=23,82; p<0,0001.

	Pastizal	Matorral
Pastizales pastoreados	0,322 ± ,018[a]	
	0,429 ± 0,025[c]	
	n = 15	
Matorral no pastoreados	0,239 ± 0,011[b]	0,352 ± 0,024[a]
	0,312 ± 0,016[d]	0,494 ± 0,029[c]
	n = 36	n = 15

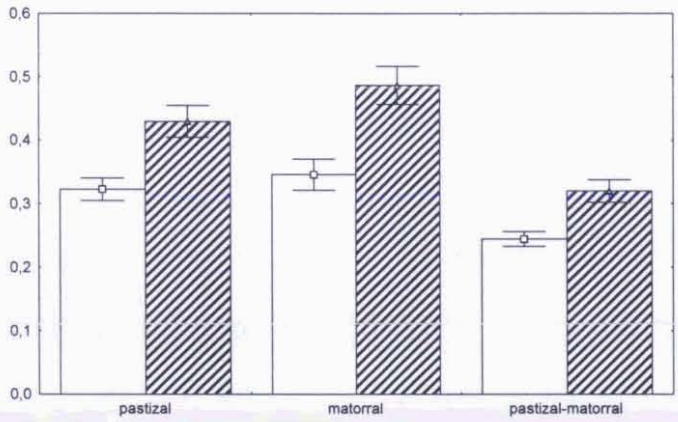


Figura 7.9. Valores medios (± error típico) de la similitud intermuestral cualitativa, calculada mediante el índice de Jaccard (blanco) y de la correlación de Spearman (rayado) de las muestras de exozoocoria en el pastizal pastoreado y en el matorral sin pastoreo.

7.3.2.4. Exozoocoria vs. vegetación

El índice de correlación de Spearman de las muestras de exozoocoria con cada una de las réplicas de vegetación del mismo año (1996) fue de 0,41 ± 0,01 para los sistemas pastoreados y de 0,46 ± 0,01 para los sistemas sin pastoreo, siendo significativamente más alto en estos últimos (U=3,0; p=0,047; n=5). Esto es, las muestras de exozoocoria de los matorrales sin pastoreo se parecieron más a su vegetación que las muestras correspondientes de los pastizales pastoreados a la suya. Esto se puede apreciar algo más gráficamente en el escalado multidimensional que se presenta en la figura 7.10.b, realizado a partir de la matriz de correlación de Spearman.

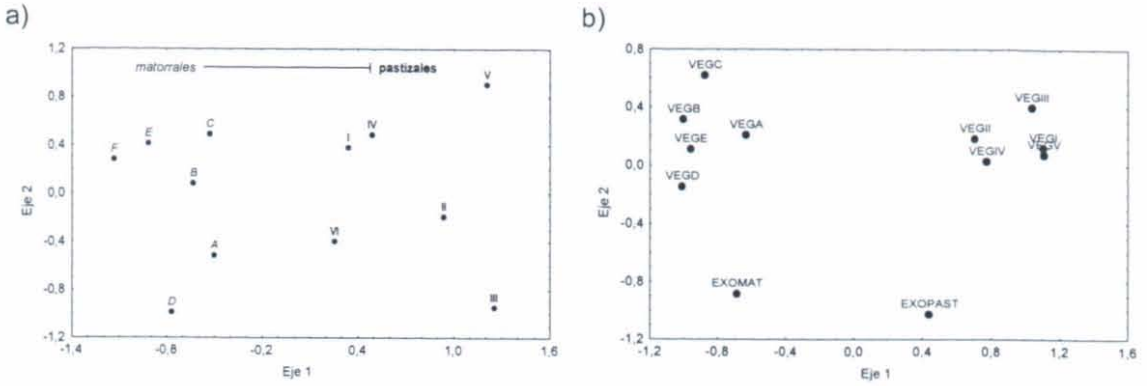


Figura 7.10. a) Escalado multidimensional de las muestras de exozoocoria recogidas en los pastizales y en los matorrales, en los transectos efectuados. Los números romanos indican los transectos en los pastizales, y las letras, los transectos en los matorrales. Estrés=0,13.
b) Escalado multidimensional de las muestras de exozoocoria y de las parcelas de vegetación del año 1996. EXOPAST = Muestras de exozoocoria de los pastizales. EXOMAT = Muestras de exozoocoria de los matorrales. VEG indice las muestras de vegetación. Los números romanos representan las muestras de los pastizales; las letras, las de los matorrales. Estrés=0,06

7.3.2.5. ¿Están adaptadas a la epizoocoria las especies presentes en los calcetines?

Las semillas presentes en las muestras de exozoocoria no presentaron adaptaciones específicas para este tipo de dispersión (χ^2 = 0,190; p = 0,666, para el total de las especies). De hecho, de las 66 especies aparecidas en el total de las muestras, sólo 10 correspondieron a plantas previamente clasificadas como adaptadas (sus semillas o frutos) a la epizoocoria. Este tipo de análisis se desarrolló por separado para cada sistema, ofreciendo resultados similares (χ^2 = 0,090; p = 0,768, para los sistemas pastoreados; χ^2 = 1,410; p = 0,235, para los sistemas no pastoreados).

Tabla 7.7. Porcentaje de semillas (arriba) y número de especies (abajo) recogidas en las muestras de exozoocoria de pastizales, matorrales y en el total.

tipo de dispersión	pastizales	matorrales	total
exozoocoria	26,35%	57,76%	45,16%
	8 spp	9 spp	11 spp
anemocoria	3,51%	0,31%	1,60%
	6 spp	3 spp	7 spp
pasiva	70,14%	41,93%	53,24%
	33 spp	30 spp	48 spp

Sin embargo, las nueve especies con adaptaciones recogidas en los muestreos de los matorrales fueron las responsables de más del 57% del total de las semillas aparecidas en este sistema, mientras que las ocho especies con adaptaciones de las muestras de los pastizales aportaron el 26,35% del total (tabla 7.7).

7.3.3. Anemocoria

Los resultados del experimento de anemocoria resultaron, en principio, bastante decepcionantes, debido a la escasez de semillas recogidas en las trampas instaladas al efecto. Los datos (cuyos totales se exponen en la tabla 7.8) no permiten realizar más que unas breves reflexiones, que se comentan en el apartado de Discusión. En cualquier caso, sí debería mencionarse el hecho de que, excepto *Leontodon taraxacoides*, el resto de las especies, incluyendo la que no se consiguió determinar, no poseían adaptaciones específicas para su dispersión por el viento. Las cifras totales se corresponden a una lluvia de 2,5 sem/m^2 en los pastizales pastoreados, por las 3,9 sem/m^2 de los matorrales sin pastoreo.

Tabla 7.8. Especies y número total de semillas (entre paréntesis) recogidas en las trampas instaladas para capturar semillas dispersadas por viento a grandes distancias.

PASTIZALES	MATORRALES
Erodium cicutarium (1)	*Plantago sp.* (1)
Leontodon taraxacoides (1)	*Rumex acetosella* (1)
Myosotis spp. (1)	*Tuberaria guttata* (3)
Poa bulbosa (1)	*No determinada* (3)
Rumex acetosella (1)	

7.4. Discusión

El planteamiento general de este capítulo, el análisis de la importancia relativa de los vectores de dispersión a larga distancia en los dos sistemas en estudio, introducía un sesgo importante en la concepción y el desarrollo posterior de los trabajos, ya que la dispersión mediada por herbívoros sólo es posible estudiarla en sistemas sometidos a uso ganadero. Lógicamente, este problema era inevitable, y de por sí impedía la comparación adecuada de los procesos dispersivos entre ambos sistemas, máxime cuando el único vector común (la dispersión por el viento) no generó prácticamente resultados, asunto que se discutirá más adelante. Sin embargo, el principal resultado de este capítulo debe ser la presencia de numerosas semillas transportadas por los herbívoros, bien en sus excrementos, bien potencialmente en su piel o patas, así como la práctica inexistencia de semillas dispersadas por el aire. Esta evidencia genera una serie de implicaciones fundamentales en la dinámica particular de cada sistema y podría explicar parte de las diferencias encontradas entre las dos comunidades, y que se han ido mostrando a lo largo de toda la tesis. Analízase ahora cada uno de estos procesos de manera individualizada, para terminar con una serie de conclusiones generales sobre la influencia de estos procesos dispersivos en el funcionamiento de los dos sistemas.

7.4.1. Endozoocoria

7.4.1.1. ¿Dispersan muchas semillas los herbívoros en los excrementos?...

Los procesos de dispersión endozoócora en dehesas similares a la que aquí se estudia han sido analizados intensamente por J.E. Malo y colaboradores (ver referencias). Los resultados que se han presentado en este capítulo se encuentran en los mismos parámetros de densidad de semillas y riqueza de especies que encontró este investigador en excrementos de vaca y otros herbívoros y, al igual que expuso en sus trabajos, se puede considerar a la endozoocoria como un importante mecanismo de dispersión de semillas, tanto por la cantidad de diásporas como por el número de especies encontradas.

Los resultados han ofrecido valores medios de más de 11 semillas por gramo de excremento seco de vaca y superiores a las 8 semillas por gramo de excremento seco

de caballo, sin mostrar diferencias significativas entre animales. Estos datos son ligeramente superiores a los mostrados por Malo (1995) para la vaca, que encontró densidades medias de 8 sem/gr de excremento, y son superiores a los presentados para vacas por Gardener (1993; Gardener *et al.*, 1993), con 5 sem/gr, e inferiores a los de Jones *et al.* (1991), con 20 sem/gr, en trabajos desarrollados en Queensland (Australia). En pastizales de perennes de Centro Europa, los valores de semillas por gramo han descendido considerablemente. Por ejemplo, Bakker (1989) sólo encontró 2,2 sem/gr de excremento de vaca.

Los valores para el caballo son más difícilmente comparables, ya que no existe tanta bibliografía al respecto, al menos a niveles de comunidad. A pesar de ello, los resultados se pueden considerar igualmente elevados y de gran relevancia para la dinámica general de la comunidad, a pesar de las constatadas y elevadas tasas de mortalidad de semillas que se han encontrado en el caballo (hasta un 83%), en relación con las de la vaca (14-21%) (Janzen, 1982a, para una especie de Leguminosas, en experimentos controlados).

A pesar de la, a veces, espectacular abundancia de semillas en los excrementos, no resulta sencillo efectuar una predicción de la importancia que puede tener la endozoocoria sobre la dinámica general de la vegetación y de los bancos de semillas. Utilizando una mecánica comparativa, y considerando que una vaca puede defecar unas 10-12 boñigas diarias, de unos 750 gramos de peso seco (unos 600 cm^2 de superficie y 2 kg de peso fresco, con una densidad aproximada de 0,37; Welch, 1985; Malo, 1995; Malo y Suárez, 1995a), una única vaca podría llegar a dispersar más de 85.000 semillas diarias, al menos durante la época de primavera-verano, lo que parece una cifra suficientemente considerable para tenerla en cuenta. Esto supone un depósito diario de, aproximadamente, 14,25 semillas por cm^2 en los excrementos, densidad casi 3 veces superior a la que presenta el banco de semillas muestreado, entre 0 y 10 cm de profundidad (capítulo 4). Si a estos datos, considerados para una única vaca, se le suman los correspondientes a la cabaña total de vacuno presente en la finca (alrededor de 600 cabezas), y los que, en cálculo similar, podrían generar los excrementos de caballo, las cifras resultan espectacularmente altas[2].

[2] Por ejemplo, contabilizando únicamente los excrementos producidos durante los 30 días de mayor concentración de semillas, y suponiendo una densidad media de 10 sem/cm^2 de excremento, estos ocuparían una superficie aproximada de 10.000 m^2, con unas 1.000.000.000 semillas en ellos.

En cuanto a los conejos, y tomando los resultados con la precaución debida a la escasez de muestras, su influencia sobre el pastizal sería de menor entidad, tanto por la más baja densidad de semillas que transportan sus excrementos, como por la menor cantidad y tamaño de los mismos. A pesar de ello, si se considera que las muestras de excrementos de conejo recogidas en los matorrales portaban cuatro veces menos semillas que las de los pastizales, y que los primeros no están sometidos al pastoreo por vacas y caballos, pueden intuirse las importantes diferencias que el vector endozoócoro podría generar entre sistemas.

7.4.1.2. ...¿dispersan muchas especies?

Junto a las elevadas densidades de semillas dispersadas, debe destacarse la cantidad de especies encontradas en los excrementos (un total de 67 especies diferentes en los sistemas pastoreados). Sólo se encontró una especie no detectada previamente en los muestreos de vegetación y de banco (*Scirpus holoschoenus*). El espectro dispersivo encontrado en dos meses (68 especies) comprendería cerca del 40% de las especies determinadas en el conjunto de los diferentes muestreos efectuados a lo largo de esta tesis (176). Es importante resaltar que en este muestreo no se han recogido aquellas especies que fructifican a finales del invierno y durante la primavera temprana, por lo que el espectro encontrado es más restringido del potencial. Sin embargo, y con las limitaciones que presenta esta investigación, se encuentra en los mismos órdenes que el trabajo desarrollado intensamente por Malo (1995): alrededor del 38% de las especies descritas en su zona de estudio fueron encontradas en los excrementos de los distintos animales analizados.

Los análisis más detallados han mostrado que unas pocas especies eran las que cargaban con la práctica totalidad de las semillas presentes en los excrementos. Esto podría inducir a interpretaciones sesgadas acerca de la importancia real de la dispersión endozoócora, debido a que la presencia accidental de una especie en un excremento podría considerarse como un hecho irrelevante en la dinámica general de la vegetación. Sin embargo, estas presencias *accidentales*, las correspondientes a las especies más raras o menos frecuentes en los excrementos, se incluyen en los sucesos de baja probabilidad de ocurrencia (Cockburn, 1991), ya comentados en otros capítulos, y que, a pesar de su rareza, podrían permitir la introducción de especies en zonas de las que se encontraban ausentes.

7.4.1.3. ¿De quién son las semillas dispersadas en los excrementos?

Como se comentó en la introducción, el objetivo de este capítulo no era analizar con detalle cuántas semillas y de qué especies se dispersaban endozoócoramente, ni establecer diferencias entre los distintos herbívoros. Sin embargo, debe hacerse una pequeña parada para echar un vistazo a las especies más abundantes en los excrementos, y comprobar si las vacas y los caballos defecan especies diferentes.

En primer lugar, y como ya se ha comentado someramente más arriba, las vacas y los caballos dispersaron, aproximadamente, el mismo número de semillas y especies, al menos durante el periodo de tiempo considerado. Sin embargo, la similitud de sus composiciones fue bastante baja (alrededor de 0,25 en el índice de Jaccard), aunque no menor que el parecido entre fechas de un mismo animal. En líneas generales, parecería que los animales comen (y, por tanto, dispersan) lo que es más abundante en cada momento, lo que explicaría la baja similitud intermuestral. De hecho, la ordenación bidimensional efectuada mostraba desplazamientos coordinados entre fechas para los dos herbívoros, y la similitud media entre las muestras de vaca y caballo para las mismas fechas aumenta hasta 0,35 (0,52 para el coeficiente de correlación de Spearman) lo que indica una mayor semejanza entre lo que comen los dos animales en cada momento.

Los resultados del análisis taxonómico corrigen sólo ligeramente esta argumentación, ya que las familias más abundantes en los excrementos de vaca fueron casi las mismas que en los excrementos de caballo, a excepción de una importante sustitución: Mientras que *Tuberaria guttata*, una Cistácea, es la segunda especie más abundante en las deposiciones de vacuno, esta especie apenas aparece en las de los caballos, en donde se ve sustituida en importancia por *Poa annua*, indicando, en los resultados generales, una preferencia del ganado caballar por las Gramíneas. Esta selectividad de los caballos podría ser debida a varias causas, por ejemplo, a la diferente manera de disponer del alimento (las vacas cortan, los caballos arrancan), aunque probablemente se relacione con una mayor tendencia al agrupamiento de los caballos en zonas húmedas, en donde escasea *Tuberaria guttata*, mientras que las vacas mantienen un reparto del territorio mayor y más equilibrado. La abundancia de *Poa annua* en las muestras de caballo parece corroborar esta hipótesis, ya que se trata de una especie nitrófila, frecuente en áreas intensamente transitadas por el ganado, y relativamente escasa en la vegetación muestreada en los pastizales secos (ver Anexo 1). La composición florística de los excrementos de vaca mostró una mayor utilización del territorio, con especies características de zonas nitrófilas, como la misma *Poa annua*, de pastos secos y oligotróficos, como *Herniaria hirsuta* o

Spergularia purpurea y de zonas intermedias, como *Juncus bufonius* o *Trifolium glomeratum*.

Por lo demás, las especies más abundantes en uno y otro animal han sido ya citadas como frecuentes en los excrementos de vaca y otros herbívoros. Es el caso de *Juncus bufonius*, *Spergularia purpurea*, *Poa annua* o *Trifolium glomeratum* (Malo, 1995c), que son además especies con alta producción de semillas por individuo. Este último aspecto podría generar un efecto descompensador, ya que la ingesta selectiva de cualquiera de estas especies haría aumentar rápidamente la densidad total de semillas en las muestras.

Debe hacerse también un comentario sobre el conejo. A pesar de la (repetida) cautela con la que deben tomarse los datos de este lagomorfo, la densidad de semillas encontrada en los pastizales pastoreados es similar a la mostrada por Malo (1995). La menor densidad de semillas por gramo de excremento, en relación con los otros dos animales, se relaciona con su pequeño tamaño, que permite una mejor masticación del alimento (Russi *et al.*, 1992), a pesar de su menor estancia en el tracto digestivo (Gardener *et al.*, 1993). Por otro lado, su espectro florístico se caracteriza por especies típicas de pastos secos, y es bastante similar entre sistemas, lo que parece indicar una capacidad de selección de la dieta, que se ha comprobado mayor según disminuye el tamaño del herbívoro (Janzen, 1983; Russi *et al.*, 1992).

7.4.1.4. ¿Qué relaciones existen con la vegetación y con el banco de semillas?

El diseño muestral utilizado no permite elaborar análisis detallados de la relación existente entre las semillas dispersadas endozoócoramente y la vegetación y el banco de semillas. En relación con lo ya comentado, acerca de la densidad de semillas por cm^2 presentes en los excrementos, debe resaltarse, al menos, un hecho: Si todas las semillas presentes en los excrementos se incorporaran efectivamente al banco del suelo, este sería mucho mayor de lo que se ha encontrado en los muestreos realizados. Así pues, gran parte de las semillas dispersadas por las deposiciones debe desaparecer, de alguna u otra manera, antes de añadirse al banco del suelo. Estas pérdidas podrían producirse por depredación (Janzen, 1982c), por germinación y/o por muerte de las semillas. Sin duda, una gran cantidad de semillas presentes en los excrementos germinan en o sobre ellos (Janzen, 1982b; Malo y Suárez, 1995b), aunque otra fracción importante sufren problemas para la germinación, e incluso la muerte, por las elevadas concentraciones de nitrógeno presentes en los excrementos. Malo (1995) estableció que, aproximadamente, se perdía un 47% de las semillas presentes en los excrementos entre el mes de junio y el de octubre. Otra causa podría

ser que, debido al paso por el tracto digestivo y a las citadas concentraciones de nitrógeno, algunas semillas adquirieran fuertes latencias (Janzen, 1981), que se mantendrían tras su incorporación al banco del suelo, lo que hubiera impedido su germinación en invernadero, provocando que las muestras de banco hubieran sido subestimadas. Sin embargo, la ausencia de semillas viables en la revisión bajo binocular, ya comentada en el capítulo 2, parece descartar esta hipótesis. Además, la permanencia de las muestras en invernadero fue igual o mayor a 2 ciclos vegetativos completos, lo que se ha revelado como suficiente para producir la germinación de más del 95% de las semillas y el 100% de las especies (Malo, 1999b).

Por otro lado, la similitud cualitativa de las muestras de vegetación y de banco de semillas con las muestras de endozoocoria fue relativamente baja. Sin embargo, los valores del coeficiente de correlación de Spearman indicaban que las especies más abundantes en la vegetación y/o en el banco de suelo coincidieron con las especies más numerosas en las muestras de endozoocoria. La vegetación muestreada en 1996 en los sistemas pastoreados ofreció correlaciones significativas con las muestras de endozoocoria, al igual que el banco de otoño del mismo año. Este último resultado puede ser debido a un artefacto matemático, provocado por la presencia de más especies en el banco del suelo que en las muestras de endozoocoria, aunque comprobaciones posteriores descartaron esta posibilidad.

Una explicación alternativa, y de mayores implicaciones ecológicas, sería que las especies que superan con éxito el paso por el tracto digestivo de los herbívoros fueran, preferentemente, especies de semillas pequeñas, de cubiertas duras y con mayor tendencia a la persistencia en el banco del suelo. Este último aspecto, la mayor persistencia de las semillas de las especies presentes en los excrementos, frente a las presentes en la vegetación de 1996, fue testado *a posteriori* por medio de una χ^2, utilizando las estrategias obtenidas con la clasificación *C*, descrita en el capítulo 5. Los resultados ofrecieron una tendencia hacia una mayor persistencia de las especies dispersadas en los excrementos (χ^2 = 3,15; p = 0,076). Asimismo, la mayoría de las especies presentes en los excrementos pertenecieron al grupo dispersivo *pasivo*, sin adaptaciones específicas, lo cual podría indicar alguna relación con ciertas características morfológicas de las semillas. Lo atractivo de esta hipótesis exige una mayor profundidad en su estudio, así como la generación de una base de datos sobre peso y tamaño de semillas, actualmente en proceso de creación en el Departamento de Ecología de la U.A.M.

7.4.2. Exozoocoria

A pesar de la cautela que pueda generar la heterodoxa metodología utilizada para el muestreo de la exozoocoria, los resultados merecen atención por dos puntos básicos. En primer lugar, por la cantidad de germinaciones que se produjeron en las muestras dispuestas en invernadero (2.130 germinaciones en total) y por el número de especies encontradas (60 especies). En segundo lugar, por las claras diferencias en la composición específica de las muestras de los dos sistemas.

7.4.2.1. ¿Aparecen muchas semillas en los calcetines?

En cuanto a la abundancia de semillas y de especies, resulta muy complicado establecer comparaciones con otros trabajos, fundamentalmente por la escasez de publicaciones al respecto. En el interesante estudio de Fischer *et al.* (1995, 1996), los autores recogieron 8.511 semillas pertenecientes a 85 especies distintas en la lana de 2 ovejas marcadas, durante 16 detenidas inspecciones visuales realizadas a lo largo del verano, en pastizales secos calizos de Alemania. A este número hay que sumar las 382 semillas de 48 especies encontradas en las pezuñas de estas mismas ovejas, en el mismo periodo de tiempo. Milton *et al.* (1990), en una región árida de Sudáfrica, recogieron, en su resultado más alto, 54 especies diferentes, utilizando tableros cubiertos con lana de oveja. Agnew y Flux (1970) encontraron 810 semillas de 17 especies diferentes sobre la piel de 160 liebres cazadas en las praderas de Kenya. Como es lógico, con estos antecedentes y con metodologías tan dispares no es posible evaluar convenientemente la importancia de los resultados aquí expuestos, aunque se podría intuir que fueron muchas las semillas y las especies que se adhirieron a los calcetines utilizados en el muestreo. Por supuesto, no es la intención de este experimento aseverar que la *auténtica* exozoocoria se desarrolle en estos términos, aunque algunas elucubraciones y varias preguntas se podrían extraer de los mismos.

7.4.2.2. ¿Existen diferencias entre los sistemas pastoreados y los no pastoreados?

Los resultados de los muestreos de exozoocoria no presentaron diferencias entre sistemas, ni para la densidad de semillas ni para la riqueza de especies.

Las muestras de los sistemas pastoreados aparecieron dominadas por Cariofiláceas (49%) y, mucho más lejos, por Gramíneas (24%). En los sistemas sin pastoreo, sin

embargo, el 76% correspondió a especies de Gramíneas, mientras que las Cariofiláceas sólo aportaron un 1% del total. Ambos resultados parecen corresponderse con las plantas que dominan la estructura de la vegetación en ambos sistemas (Capítulo 3). La adhesión de especies de Gramíneas, aunque no posean adaptaciones específicas para la exozoocoria ha sido documentada desde antiguo (Ridley, 1930), y se ha relacionado con la capacidad de unión que tienen las glumas y aristas de estas especies. En cuanto a la abundancia de Cariofiláceas en los sistemas no pastoreados, y aunque más abajo se profundiza en este asunto, podría comentarse que se corresponden con herbáceas anuales de pequeña talla, aspecto importante a la hora de definir especies adhesivas. Así, Sorensen (1986) hace referencia a que más del 60% de las especies con adaptaciones a la exozoocoria son menores de 50 cm, y más del 96%, menores de 1 metro de altura. Este mismo autor afirmó que los medios perturbados y secos son más propicios para la existencia de semillas dispersadas por adhesión, y que, preferentemente, corresponderían a especies anuales.

7.4.2.3. Las especies presentes en las muestras de exozoocoria...¿están adaptadas a este tipo de dispersión?

La clasificación básica utilizada (especies adaptadas a la anemocoria, a la epizoocoria y especies de dispersión pasiva, ya sea barócora o endozoócora) mostró que gran parte de las especies pertenecían a la clase pasiva, por lo que su presencia en las muestras podría deberse que se quedaban sujetas a la base del pie (o de la pezuña). Esto explicaría la extraordinaria abundancia de Cariofiláceas en las muestras de los pastizales, muchas de cuyas especies no presentan adaptaciones especiales en sus semillas, aparte de su pequeño tamaño (Arqueros *et al.*, 1999). En los sistemas pastoreados, el pasto se encuentra muy bajo por el consumo continuado, y las plantas no alcanzan a menudo la altura suficiente para prenderse efectivamente a la piel de los animales.

En los sistemas no pastoreados la vegetación alcanza un mayor porte, dando la oportunidad a más especies de *ofrecer* sus semillas desde mayor altura. Esto da como resultado un mayor número de semillas con adaptaciones a la exozoocoria en los muestreos de los matorrales no pastoreados. Sin embargo, aunque las plantas de este sistema tengan altura, lo que faltan son animales.

En definitiva, el muestreo no seleccionó aquellas especies adaptadas específicamente a la dispersión epizoócora, sino que mostró un amplio abanico de otras especies que podrían ser dispersadas de esta manera, lo que podría atribuirse al método de muestreo. Evidentemente, un calcetín, aunque sea de pura lana, no es igual que la

pata de un animal, por lo que el espectro florístico recogido puede diferir en gran medida del que es efectivamente dispersado por los animales. Además, el trabajo se realizó con un material de gran capacidad adhesiva, y recorriendo unos transectos que podrían ajustarse poco al comportamiento de los herbívoros. Sin embargo, también es posible que no sea estrictamente necesario para un planta poseer adaptaciones morfológicas específicas, de alto coste energético y evolutivo, para ser dispersada por adhesión (Sorensen, 1986; Fischer *et al.*, 1996), algo que también describió Ridley (1930, pág. 532), con especial mención para las pequeñas herbáceas. Este último autor afirmó que este mecanismo no especializado de dispersión de semillas ha debido de ser de enorme importancia para aquellas plantas que carecen de adaptaciones especiales para la dispersión, aparte de su pequeño tamaño. Algunas de las especies y géneros mencionados en este generoso volumen, como dispersadas en las pezuñas y pies de animales, coinciden con varias de las plantas encontradas en el trabajo que aquí se presenta. Es el caso de *Capsella bursa-pastoris*, *Chenopodium album*, *Stellaria media* y de los géneros *Dactylis*, *Epilobium*, *Holcus*, *Scirpus*, *Spergularia* o *Trifolium*, entre otros. Lo mismo sucede con alguna especie y varios géneros del trabajo de Fischer *et al.* (1995), en lo relativo a las especies recogidas en las pezuñas de las ovejas: *Agrostis*, *Bromus*, *Cerastium*, *Chenopodium*, *Dactylis*, *Galium*, *Poa*, *Myosotis*, *Ranunculus*, *Trifolium*, y la ya habitual *Capsella bursa-pastoris*. Otros trabajos han mencionado que no es imprescindible para una especie presentar adaptaciones morfológicas y ser dispersada por adhesión (Shmida y Ellner, 1983; Milton *et al.*, 1990).

En cuanto a las especies anemócoras, Ridley (1930) también apostilló que son frecuentemente dispersadas por adhesión, especialmente si la pluma o el vilano se encuentran ligeramente húmedos. Algo similar podría ocurrir con restos o porciones de plantas que llevaran aún unidos semillas o frutos, como en el paradigmático caso de Mr. S. T. Dunn, su pequeño *terrier* y *Carex canina* (Ridley, *obr. cit.*).

En referencia a la abundancia relativa de las especies con adaptaciones a la exozoocoria, nuevamente resulta complicado establecer comparaciones con otros trabajos, debido a su parvedad. Arqueros *et al.* (1999) encontraron que sólo 4 especies de las 63 tratadas por ellos (6,4%), seleccionadas aleatoriamente del conjunto de especies presentes en el mismo sistema pastoreado que se ha investigado aquí, presentaban adaptaciones a la dispersión exozoóocora. Este porcentaje es similar al dado por Sorensen (1986; menor al 5%), en una revisión de 10 Floras Regionales. Guitián y Sánchez (1992) establecieron que el mecanismo dispersivo predominante en los sistemas mediterráneos es semácoro/barócoro. Los datos porcentuales de la clasificación aquí utilizada (13,94% de especies epizoócoras)

son, por tanto, más del doble de lo expuesto por estos autores. Esto podría deberse a los criterios de clasificación utilizados, ya que en esta investigación se optó por designar como epizoócoras a todas aquellas especies que mostraran algún tipo de característica que las hiciera susceptibles de adherirse a la piel de los animales. Por ejemplo, *Biserrula pelecinus*, *Ornithopus compressus* y *Coronilla minima*, debido a las características de su fruto (duro, algo puntiagudo, poco dehiscente). Algo similar se puede aplicar a algunas gramíneas, como *Avena barbata* o *Stipa lagascae*, clasificadas como epizoócoras por sus largas aristas, o a *Erodium cicutarium* y *E. ciconium*, cuyos grandes apéndices pueden servir tanto para fijarse al suelo como para asirse a la piel de los animales.

Así pues, el muestreo no seleccionó preferentemente aquellas especies con semillas adaptadas a la exozoocoria sino que, más bien, pareció un reflejo del aspecto y del porte de la vegetación, por encima incluso de la composición florística. De hecho, el parecido entre la vegetación y las muestras de exozoocoria no fue muy alto en ningún sistema, aunque mayor en los no pastoreados. Conclusiones similares se han extraído anteriormente (Fischer *et al.*, 1996), incidiendo en que el porte de la comunidad vegetal influye poderosamente en los resultados de los muestreos de exozoocoria, por encima del espectro florístico presente.

Para terminar esta sección, puede resultar interesante hacerse la misma pregunta que se plantearon Collins y Uno (1985): si las plantas han adaptado sus semillas a la dispersión por herbívoros (siguiendo el razonamiento de Janzen, 1984), y los riesgos de destrucción de semillas por masticación, digestión o depredación son tan altos ¿por qué hay tan pocas plantas adaptadas para la exozoocoria? La respuesta podría ser que no es necesario tener adaptaciones para ser dispersado por adhesión. De hecho, muchas de las adaptaciones morfológicas que se han relacionado con la exozoocoria podrían tener otras muchas utilidades: Por ejemplo, los ganchos y las espinas pueden ser estrategias para evitar la depredación; igualmente, las cubiertas de mucílago o similares de algunas semillas podrían aumentar su capacidad de fijación al suelo, incrementando su capacidad de germinación y establecimiento (Sorensen, 1986).

7.4.2.4. ¿Podría ser importante la exozoocoria para las comunidades vegetales?

Como ya se ha comentado en la Introducción, algunos autores han llegado a considerar a la dispersión por adhesión como un proceso más importante aún que la endozoocoria en la dinámica dispersiva de las comunidades vegetales (Sorensen, 1986; Fischer *et al.*, 1996). Esta conclusión se extrae de los altos números de semillas y de especies transportadas, pero también porque las diásporas son transportadas

durante más tiempo (Kiviniemi, 1996). Parece evidente que una semillas ingerida tiene un *lapso* de tiempo limitado para alcanzar distancia desde la plante madre, concretamente, el tiempo que tarda en ser expulsada (aunque ese tiempo puede ser hasta 60 días en el caballo y hasta 28 días en la vaca; Janzen, 1982a); una semilla prendida a la piel o las patas de un animal puede, por el contrario, permanecer adherida, en principio, por tiempo indefinido, alcanzando, potencialmente, mayores distancias. Pero... ¿cuánto tiempo y cuánta distancia?

Según el experimento de Molinillo y Farji Brener (1993), el 70% de los frutos de *Acaena elongata*, una Rosácea de los Andes, experimentalmente adheridos a la piel de una vaca, caían en los primeros 175 m, aunque una proporción importante de frutos eran dispersados a varios centros de metros. Fischer *et al.* (1995) establecieron que, con semillas colocadas *ad hoc* sobre la lana de las ovejas, el tiempo de permanencia era alto o muy alto. Así, el 11% de las semillas adheridas de *Bromus erectus* persistían en la lana hasta el día 25, y el 8% hasta el día 50. En cuanto a *Helianthemum numulariaum*, el 22% se mantenían adheridas hasta el día 13, y el 17% hasta el día 37. Las distancias alcanzadas por las ovejas en ese tiempo eran de muchos kilómetros.

El tiempo de residencia de una semilla sobre un animal puede ser, por tanto, muy elevado, alcanzando distancias superiores a las que se generan por endozoocoria. Sin embargo, la tasa de permanencia es dependiente de varios aspectos, entre los que se encuentra la estructura de la vegetación que atraviesa el animal, las molestias que le ocasione la presencia de semillas, el tamaño de las mismas y su fuerza de adherencia, etc. Así, a mayor densidad de matorrales (y de vegetación de alto porte, por extensión), la tasa de cambio de los frutos en la piel de los animales es mayor, o menor el tiempo de residencia (Bullock y Primack, 1977). Por ello, es probable pensar que, en los pastizales pastoreados, la persistencia potencial de las semillas o los frutos fuera más alta que en los matorrales no pastoreados, con lo que sería también mayor la distancia de dispersión. Sorensen (1986) consideró que un factor importante para describir la permanencia de una semilla en el cuerpo de un animal es el tamaño de la misma, ya que las semillas grandes son más molestas, y el animal tiende a quitárselas más rápidamente. En el experimento aquí desarrollado, la mayoría de las especies eran de semillas pequeñas o muy pequeñas (Arqueros *et al.*, 1999 y observación personal), y muchas de ellas sin adaptaciones a la exozoocoria, por lo que resultarían *poco molestas* para los animales.

A diferencia de otros mecanismos dispersivos, como por ejemplo la endozoocoria, la exozoocoria se manifiesta como un proceso continuo, en el que la unión y caída de

semillas se produce incesantemente, generando una "sombra de semillas" teóricamente continua, aunque dependiente del patrón de movimientos del animal (Bullock y Primack, 1977; Stiles, 1992), favoreciendo la homogeneidad de la vegetación e, incluso, contribuyendo a la persistencia de poblaciones vegetales, al menos a una escala regional (Shmida y Ellner, 1983). El patrón de diseminación de las semillas, una vez que se han unido al cuerpo del animal, dependerá de un gran número de factores asociados a la morfología de la semilla y del animal y al comportamiento del animal (Sorensen, 1986). Este patrón mostrará a menudo una distribución no al azar, ya que dependerá de las querencias de los animales a frecuentar determinadas áreas (Stiles, 1992).

En definitiva, y aunque el trabajo que se ha presentado en este capítulo no permite extraer conclusiones definitivas, resulta factible pensar que la dispersión por adhesión puede ser un factor de gran importancia en la dinámica de las comunidades vegetales.

7.4.3. Anemocoria

El experimento de captura de semillas dispersadas por el aire a grandes distancias no ofreció apenas resultados positivos. Esto podría ser debido, en primer lugar, a que el sistema de muestreo utilizado no resultara especialmente adecuado para el objetivo planteado. Sin embargo, Kollman y Pirl (1995), utilizando una técnica muy similar, recogieron gran cantidad de semillas y una importante y significativa variabilidad entre hábitats, con máximos en los sistemas arbustivos maduros, dominados por especies leñosas de gran porte (hasta 1.130 semillas por m^2 y año) y mucha menor cantidad en los matorrales pioneros (217 semillas m^{-2} $año^{-1}$) y los prados abandonados (10 semillas m^{-2} $año^{-1}$). Jackel y Poschlod (1994) obtuvieron resultados similares en pastizales calcáreos secos de Alemania, con embudos colocados durante 11 meses al ras del suelo: 224 sem/m^2, utilizando embudos grandes (de 25 cm de diámetro) y 120 sem/m^2, con los embudos pequeños (de 10 cm de diámetro). Estos mismos autores recomendaron el uso de trampas grandes para la captura de diásporas dispersadas a grandes distancias (las aquí utilizadas son intermedias, con 16 cm de diámetro), aunque consideraban que, en cualquier caso, este mecanismo debe de ser de muy poca entidad (Jackel y Poschlod, 1994; ver, sin embargo, Kiefer y Poschlod, 1996).

Por supuesto, las trampas utilizadas podrían haber producido corrientes de convección que impidieran o dificultaran la caída de semillas voladoras, especialmente por su gran tamaño. La captura de semillas con el método utilizado puede complicarse en medios abiertos, donde la probabilidad de recoger incidentes de baja ocurrencia es muy baja

(Kollman y Pirl, 1995), por lo que sería necesario incrementar el número de muestras. Sin embargo, aunque el número absoluto de semillas pudiera aumentar ligeramente, es probable que la importancia relativa de este vector de dispersión no se incrementara. Así pues, es probable que los exiguos resultados obtenidos (2,5 sem/m^2 en los pastizales pastoreados; 3,9 sem/^{2} en los matorrales no pastoreados, tras 4 semanas de permanencia en campo de las trampas) fueran debidos a que los procesos de anemocoria, al menos a gran distancia, no son de gran relevancia en ninguno de los dos sistemas analizados.

La escasez de semillas en las muestras también podría ser debida a que, en realidad, el número de especies con aparatos especiales para la dispersión por aire es muy bajo (apenas un 9,7%, de las 166 especies clasificadas). De entre las especies recogidas en las trampas de captura, sólo *Leontodon taraxacoides* presentó adaptaciones específicas para la anemocoria, especie que, por lo demás, ha sido citada como de escasa capacidad dispersiva (Oesterheld y Sala, 1990). Aunque algunos autores han aseverado que las plantas dispersadas por el viento son relativamente comunes en número y proporción en hábitats secos (Howe y Smallwood, 1982; Collins y Uno, 1985), otros trabajos han mostrado que estas especies no son tan abundantes. Así, Arqueros *et al.* (1999) encontraron que sólo 8 especies de 63 (12,7%), presentes en los mismos pastizales pastoreados que los aquí estudiados, y seleccionadas al azar del *pool* de especies de la finca, presentaban adaptaciones específicas para la dispersión por viento. Estos datos se encuentran en los mismos términos que los encontrados por Willson *et al.* (1990) en una revisión de tipos dispersivos en climas templados, donde la gran mayoría de los hábitats tenían un 10-30% de especies dispersadas por viento. Mori y Brown (1994) recogieron que el 16,2% de la flora de un bosque tropical presentaba diásporas dispersadas por viento, aunque esta cifra incluía a las especies de semillas muy pequeñas, sin adaptaciones especiales.

El viento se ha definido a menudo como una agente dispersivo fundamental en sitios sometidos a perturbaciones frecuentes, aunque no de manera directa, sino contribuyendo a los movimientos horizontales (y también verticales) de las semillas, una vez que ya se ha depositado en el suelo, especialmente en lugares donde la vegetación es escasa y dispersa, o de baja altura, como desiertos y tundra (Chambers y MacMahon, 1994). Levin y Kerster (1974, en Greene y Johnson, 1986), apuntaron que las semillas dispersadas por el viento suelen hacerlo en las cercanías de la fuente, y que la gran mayoría lo hacen en una distancia equivalente a pocas veces la altura de la planta emisora. En pastizales pastoreados como los estudiados, donde la mayoría de las plantas son herbáceas anuales de unos pocos centímetros de alto, y sometidas a una presión ganadera que evita que crezcan a mayor altura, la posibilidad de

grandes distancias de viaje se vería fuertemente limitada (para opiniones contrarias, ver Rabinowitz y Rapp; 1981). Los matorrales, por el contrario, presentan una estructura vegetal más alta, donde no existe consumo por parte del ganado que acote la altura máxima de las plantas. Su distancia potencial de dispersión sería mayor, por tanto, aunque la propia abundancia de plantas de gran talla haría difícil alcanzar grandes distancias a las semillas.

En resumen, si bien los resultados del experimento de dispersión por aire a gran distancia no ofrecieron resultados positivos, no por ello debe descartarse que la anemocoria y mecanismos gravitatorios sean de gran importancia en los sistemas estudiados. De hecho, los resultados del capítulo 6, respecto a la dispersión aérea a corta distancia fueron suficientemente significativos como para considerar a este proceso como de capital importancia en la dinámica dispersiva de ambas comunidades. En cualquier caso, los resultados aquí presentados, junto con la incertidumbre acerca de la bondad del método utilizado, abren más puertas a la conjetura que a las conclusiones fehacientes. Deben realizarse nuevas pruebas que permitan contrastar los resultados presentados en este experimento, y profundizar en el papel real que tiene la anemocoria en el funcionamiento de las comunidades vegetales, al menos en sistemas mediterráneos.

7.4.4. Implicaciones de la dispersión a grandes distancias en la dinámica general de las comunidades

A pesar de la relativa modestia de los muestreos efectuados, los resultados permiten elaborar una serie de conclusiones acerca de la influencia que la dispersión a gran distancia puede tener sobre los sistemas estudiados.

En primer lugar, la dispersión mediada por herbívoros ha demostrado ser de gran importancia, especialmente la endozoocoria, tanto por el número de semillas como por la cantidad de especies diferentes transportadas. Los muestreos de exozoocoria, a pesar de su extravagancia, manifiestan la influencia que puede tener este vector en el desplazamiento de semillas lejos de la planta madre. De hecho, 93 especies de las 176 recogidas en el total de los distintos muestreos efectuados a lo largo de la tesis (el 53%) han mostrado su, al menos, potencial capacidad para ser transportadas por animales (endo y exozoocoria). Este número se podría ver, sin duda, incrementado, aumentando la cantidad de muestras y las fechas de recolección.

La dispersión aérea a gran distancia, por el contrario, se ha mostrado como un vector de escasa trascendencia en el transporte lejano de semillas. El viento no parece capaz de alejar en exceso a una semilla de su planta madre, y los mecanismos de dispersión a gran distancia se limitarían a aquellos mediados por animales, ya sea por endo o por exozoocoria, con la posible inclusión de la dispersión por flujos superficiales de agua y por hormigas, procesos no incluidos en esta investigación.

Las afirmaciones realizadas por algunos autores, acerca de que la capacidad de dispersión a larga distancia está muy poco desarrollada en especies que se dispersan por autocoria, y mucho más en aquellas que se dispersan por el viento o por vertebrados (Willson, 1992) deben ser objeto de una más profunda experimentación. La asignación de un único mecanismo dispersivo a una especie en concreto puede hacer que se produzcan sesgos importantes en la evaluación de dinámicas complejas, como pueden ser las de sistemas ricos en especies, ya que especies autócoras podrían ser dispersadas por ingestión o por adhesión a mayores distancias que especies anemócoras.

La gran abundancia de especies carentes de aparatos especiales para la dispersión ha sido encontrada en otros trabajos, y se ha relacionado con que no es necesario el desarrollo de estructuras especiales para ser dispersada por vertebrados (endo y exozoocoria) o por viento (para las semillas más pequeñas) (Willson *et al.*, 1990). De hecho, en un espectro florístico dominado por especies de semillas pequeñas (Arqueros *et al.*, 1999), podría resultar extraordinariamente caro, desde un punto de vista evolutivo, desarrollar aparatos especiales que, aunque adecuados para un determinado tipo de dispersión, podrían limitar al resto de vectores dispersivos; por ejemplo, la existencia de grandes ganchos o púas, adecuadas para la dispersión por adhesión, podría reducir la posibilidad de dispersión por ingestión. La existencia o carencia de síndromes o características morfológicas particulares no pueden ni deben relacionarse en exclusiva con un tipo de dispersión (Howe y Smallwood, 1982). Debe recordarse que la dispersión por ingestión y la exozoocoria no son categorías mutuamente excluyentes (Sorensen, 1986). Estas teorías deben ser testadas convenientemente, ya que podrían revisar algunos de los criterios que han servido tradicionalmente para definir los mecanismos dispersivos.

Si bien el muestreo de la endozoocoria sólo fue posible realizarlo, por razones obvias, en los sistemas pastoreados (a excepción de los excrementos de conejo), el resto de experimentos pudieron efectuarse en los dos sistemas. Los resultados han mostrado que los sistemas pastoreados disponen de dos mecanismos dispersivos de alta potencialidad (endo y exozoocoria) de los que carecen los matorrales no pastoreados,

y que los primeros no son menos efectivos que estos últimos en cuanto a anemocoria, lo que genera diferencias en la capacidad de intercambio espacial de semillas, favorables a los sistemas pastoreados.

En ausencia (o muy baja presencia) de dispersión mediada por herbívoros, la dispersión por aire se convierte en, prácticamente, la única posibilidad que tienen muchas plantas de alcanzar sitios aptos para la germinación, pero distantes del progenitor (Poschlod y Bonn, 1998). Si este último mecanismo, como parece por los resultados, es de baja eficiencia (ver también Malo *et al.*, 1995; Poschlod *et al.*, 1998), la posibilidad de colonización de nuevos lugares disminuye radicalmente, lo que puede tener consecuencias para el mantenimiento de metapoblaciones (Strykstra *et al.*, 1998b; Willson, 1992; O'Hara y Weisser, 1999).

¿Son, entonces, las diferencias en los vectores de dispersión las que provocan las diferencias entre sistemas en la composición florística y en la riqueza de especies, especialmente a las escalas más pequeñas de análisis? En este momento resulta difícil emitir una respuesta concluyente. Jackel y Poschlod (1996) advirtieron de que la escasez de vectores de dispersión puede generar problemas de enrarecimiento y aislamiento local de poblaciones. Willson (1992) comentó la posibilidad de empobrecimiento o aislamiento genético de poblaciones, en ausencia de mecanismos dispersivos eficientes. Ridley (1930, pág. 551) reflexionó acerca de la posibilidad de que especies sin otro vector de dispersión distinto de los animales pudieran sufrir regresiones e incluso extinciones locales, si llegaran a desaparecer los animales que tienden a dispersar sus semillas.

Lo que parece más claro es que la dispersión es un factor clave para la supervivencia de poblaciones fragmentadas y/o de pequeño tamaño (Poschlod y Bonn, 1998). Si se acepta que las semillas anemócoras muy *viajeras* son pocas y de aparición tan estocástica que resulta muy complicado detectarlas (Poschlod *et al.*, 1996b), la única posibilidad de dispersión a grandes distancias se encuentra asociada a los herbívoros (Fischer *et al.*, 1996). Muchas especies vegetales con distribuciones locales restringidas podrían ser incapaces de migrar a sitios adecuados, simplemente por carecer de los medios para hacerlo (Primack y Miao, 1992). En el capítulo siguiente se realiza una aproximación experimental para examinar más de cerca esta posibilidad.

CAPÍTULO 8. ¿CONDICIONES AMBIENTALES O VECTORES DISPERSIVOS? UNA APROXIMACIÓN A LOS FACTORES QUE RIGEN LA RIQUEZA DE ESPECIES

8.1. Introducción

Tradicionalmente, la riqueza de especies y la composición florística de una comunidad vegetal se han relacionado con diversos factores abióticos como, por ejemplo, las condiciones hídricas del sistema (Facelli *et al.*, 1989), las concentraciones de nutrientes en el suelo (Tilman, 1993), la precipitación (Peco *et al.*, 1983a; Peco, 1989; Peco *et al.*, 1998a), la topografía (Sterling *et al.*, 1983; Peco *et al.*, 1983b; Peco *et al.*, 1998b) o la frecuencia e intensidad de las perturbaciones (Levassor *et al.*, 1990; Puerto *et al.*, 1990; Lavorel *et al.*, 1994; Peco *et al.*, 1998b). También se ha encontrado concomitancia entre la riqueza de especies y factores bióticos como, por ejemplo, la competencia intra e interespecífica (Tilman, 1994; Malo y Levassor, 1996; Stevens y Carson, 1999) o la herbivoría (Traba *et al.*, 1999a, b; Erhlén y van Groenendael, 1998).

Sin embargo, muchas de estas hipótesis asumen que todas las especies tienen la misma capacidad para alcanzar todos los hábitats adecuados, y no consideran otro tipo de factores, por ejemplo la dispersión, como, al menos, co-responsables de la riqueza de especies de una comunidad (Fischer *et al.*, 1996; Poschlod y Bonn, 1998). Últimamente se han descrito algunas evidencias de la importancia que tienen el *pool* regional de especies y las capacidades dispersivas de las mismas sobre la riqueza y la composición florística de una comunidad (Eriksson y Erhlén, 1992; Eriksson, 1993; van der Maarel y Sykes, 1993; Pärtel *et al.*, 1996; Zobel *et al.*, 1998). También se empieza a considerar que, para explicar convenientemente la composición de especies de una comunidad vegetal, es necesario incluir aquellos procesos que ocurren a escalas locales y regionales (Ehrlén y van Groenendael, 1998).

En esta misma línea, si los procesos dispersivos son importantes para conocer la dinámica de la vegetación, la ausencia de dichos procesos debe generar cambios sustanciales en las comunidades. Problemas frecuentes en la actualidad, como la fragmentación de los hábitats, a menudo como consecuencia de las barreras que impone el ser humano a la dispersión natural, o la desaparición de animales que

ejercen como vectores de dispersión pueden impedir a muchas especies vegetales alcanzar sus tasas normales de dispersión y, por lo tanto, generar cambios estructuras en la composición florística y la riqueza de las comunidades vegetales (Primack y Miao, 1992). De hecho, existe una importante laguna en el conocimiento acerca del grado en que la dispersión de semillas puede llegar a limitar la distribución de muchas especies vegetales. La mayoría de las evidencias son indirectas: por ejemplo, la menor riqueza de especies en bosques jóvenes respecto a bosques maduros no se sabe si se debe a déficits dispersivos o a condicionantes ambientales (Primack y Miao, 1992).

A lo largo de esta tesis se han identificado algunas diferencias entre los dos sistemas en estudio, relacionadas con la escasa similitud de la composición florística y con la menor riqueza de especies que presentan los sistemas no pastoreados, fundamentalmente a las escalas más detalladas del análisis. También se ha constatado la ausencia en el matorral de algunas especies propias de los pastizales, casi todas ellas con bancos transitorios. Estos hechos podrían estar relacionados con la escasez de mecanismos dispersivos que sufren los sistemas no pastoreados debido a la ausencia de pastoreo ya que, como se ha visto en el capítulo precedente, el ganado es un vector de suma importancia en el transporte de semillas y la dispersión anemócora a larga distancia se ha revelado insuficiente para paliar la carencia del ganado.

Sin embargo, no se ha realizado ninguna comprobación en detalle de la importancia de la llegada de semillas a través de excrementos de ganado, ya que podrían existir otras causas que forzaran a una menor riqueza de especies en los sistemas no pastoreados a las escalas de mayor detalle y, de manera pareja, a una alta heterogeneidad de estos sistemas a una escala regional o de comunidad; por ejemplo, factores de competencia interespecífica, alelopatía o, simplemente, que las semillas que llegaran de los cercanos pastizales no encontraran las condiciones adecuadas para la germinación y el establecimiento. En este capítulo se presenta una prueba que fue desarrollada para determinar, al menos, uno de estos aspectos: si la introducción experimental de semillas mediante excrementos en los matorrales permite incrementar la riqueza de especies a pequeña escala de estos sistemas. Es decir, para examinar el potencial de dispersión frente a la ocupación efectiva de nuevos espacios por especies no presentes en los matorrales.

La hipótesis básica desde la que se desarrolla este capítulo se puede exponer de la manera siguiente:

- Los aportes de las semillas que lleguen por medio de excrementos de herbívoros permitirán un incremento de la riqueza de especies a pequeña escala, así como un aumento de la homogeneidad espacial de aquellos sitios a donde lleguen. Para ello se desarrollará un experimento manipulativo de siembra de excrementos de vaca, procedentes de los cercanos pastizales, en los matorrales no pastoreados.

- Las muestras sometidas al tratamiento de siembra deberían mostrar una mayor similitud con la vegetación de los sistemas pastoreados que con la de los no pastoreados.

8.2. Metodología

8.2.1. Área de estudio y métodos generales

Para el desarrollo de esta experiencia se seleccionó una parcela de 8x10 m en el sistema no pastoreado, adyacente a una de las parcelas permanentes de 10x10 m utilizadas para el control de la vegetación y del banco de semillas. La estructura de la vegetación era idéntica a la del resto de las parcelas seleccionadas en los matorrales; es decir, cantuesos dominantes, con pequeños espacios entre matas que permitían el desarrollo de un pasto ralo. Esta parcela fue dividida en 80 cuadros de 1 m, 40 de los cuales fueron asignados aleatoriamente como cuadrados sometidos al tratamiento de siembra y los otros 40 como cuadros control.

Para la aplicación de las siembras se utilizaron excrementos de vaca recogidos el verano anterior, a finales del mes de julio de 1997. Los excrementos escogidos correspondieron tanto a deposiciones frescas como secas, para incrementar la variabilidad del espectro florístico presente en ellos. Los excrementos fueron triturados en seco cuidadosamente, con el fin de evitar la destrucción de las semillas, y posteriormente mezclados, homogeneizados y el resultado fue dividido en dos partes iguales, una para el control de invernadero y la otra para el proceso de siembra en campo. El control de invernadero se realizó con una submuestra de 144 gramos de excremento, considerada suficiente para recoger la variabilidad del espectro florístico (J. Malo, comunicación personal), que se colocó en pequeños potes o alvéolos de germinación (con 3 gr de excremento cada uno), y siguiendo exactamente el mismo procedimiento que se comentó en el capítulo anterior para las muestras de endozoocoria. Las muestras se instalaron en el invernadero en el otoño de ese mismo año, y se procedió a su riego por capilaridad, identificación y extracción de plántulas de igual manera que lo comentado para las muestras de endozoocoria (capítulo 7).

La siembra se realizó en el otoño de 1996, extendiendo 90 gr de excremento seco y pulverizado sobre un cuadrado de 50x50 cm, ubicado en el centro de los 40 cuadros de 1 m seleccionados para el tratamiento. La aplicación se hizo evitando generar acúmulos o agregados, en una fina capa que cubriera completamente la superficie elegida. Al tiempo que se procedía a aplicar el excremento en polvo, se regaba todo el cuadrado por medio de un pulverizador, para facilitar la fijación y evitar pérdidas por el viento. Por último, en el centro del cuadrado de 50x50 cm se marcó con clavos un

cuadrado de 20x20 cm para su control permanente y adecuada comparación con los datos de vegetación analizados en el capítulo 3. Esto último punto se repitió también en los cuadros seleccionados como control.

El muestreo de la vegetación se realizó en las dos primaveras siguientes a la aplicación de los excrementos (1998 y 1999), registrando la aparición de especies y estableciendo un rango de abundancia o cobertura de cada especie, con las mismas clases que las utilizadas en el capítulo 3.

8.2.2. Análisis estadísticos

Para comparar la riqueza de especies entre cuadrados sembrados y cuadrados control, los dos años de estudio, se ha realizado un test de ANOVA de medidas repetidas, con los datos de número de especies por cuadrado.

Este mismo test se ha utilizado para comprobar el efecto de la siembra frente al control de campo sobre la cobertura de liquen y de musgo y sobre la superficie de suelo desnudo. Los valores utilizados fueron los datos por cuadrado, previamente transformados al punto medio de cada intervalo (ver capítulo 3) y luego logarítmicamente, para cumplir los requisitos del test de ANOVA.

Los análisis de similitud de la composición florística del tratamiento, control de campo y control de invernadero se han elaborado para la escala de parcela (de 40 cuadrados) con el índice de Jaccard (para datos cualitativos), utilizando las listas completas de especies.

Se han efectuado análisis para comprobar si las especies comunes al tratamiento y al control de campo presentaban diferencias significativas en la cobertura por cuadrado. Para ello se ha utilizado un test de la U de Mann-Whitney, con los datos de cobertura transformados al punto medio de cada clase.

El coeficiente de correlación de Spearman se ha utilizado para comprobar el parecido interno (homogeneidad) de las muestras de excrementos sembrados y del control de campo, a la escala de unidad muestral. Para ello se escogieron al azar 40 coeficientes de correlación del total obtenido para cada comparación. El número de 40 se consideró suficiente para recoger la variabilidad de las correlaciones obtenidas. Los valores utilizados para el cálculo de la matriz de correlación de Spearman fueron los puntos medios de cada clase de cobertura. Las correlaciones obtenidas fueron

analizadas mediante un test ANOVA de medidas repetidas, para comprobar si el tratamiento y el control presentaban diferencias en su parecido interno.

También se han efectuado comparaciones por medio del índice de Spearman entre el tratamiento, el control de campo y la vegetación muestreada en 1998 en pastizales y matorrales, a la escala de unidad muestral. Posteriormente, se ha efectuado un test de ANOVA de 2 vías con una submuestra de 40 correlaciones independientes, para comprobar si existían diferencias entre las correlaciones "siembra-vegetación de los sistemas pastoreados" y las correlaciones "control de campo-vegetación de los sistemas no pastoreados", los dos años de estudio.

8.3. Resultados

8.3.1. Resultados generales del experimento de siembra

En los muestreos efectuados los dos años en estudio se han encontrado un total de 109 especies, 89 en 1998 y 94 en 1999. En los cuadrados sembrados se encontraron 101 especies, por 78 en los cuadrados control, en los dos años (tabla 8.1). En las muestras de invernadero germinaron 1.479 semillas pertenecientes a 53 especies. Este resultado corresponde a 10,3 semillas/gramo de excremento, muy similar al encontrado en las muestras de endozoocoria para la vaca, animal del cual se utilizaron sus excrementos (ver capítulo 7).

Tabla 8.1. Número de especies (total y media ± error típico) aparecidas en las muestras con tratamiento de siembra y en las control, los dos años de estudio.

	SIEMBRA		CONTROL	
	1998	1999	1998	1999
nº de especies (n=40)	79 (18,2 ± 0,6)	85 (20,0 ± 0,7)	68 (16,7 ± 0,6)	67 (16,1 ± 0,5)

Los cuadrados con tratamiento de siembra presentaron una riqueza de especies significativamente superior a la de los cuadrados control, los dos años de estudio (tabla 8.2 y figura 8.1).

Tabla 8.2. ANOVA de medidas repetidas del efecto siembra, año de muestreo e interacción sobre la riqueza de especies por cuadrado (α<0.05).

	g.l.	M.C.	F	p
Siembra	1	19,270	14,993	**0,000**
Año	1	8,298	1,808	0,183
Siembra x Año	1	8,298	7,382	**0,008**

Si bien el factor año no mostró diferencias significativas, la interacción tratamiento x año indicó que el cambio no fue acompasado entre los cuadrados sembrados y los control. Mientras que los primeros incrementaron su riqueza de especies, los cuadrados control sufrieron un ligero descenso. (figura 8.1).

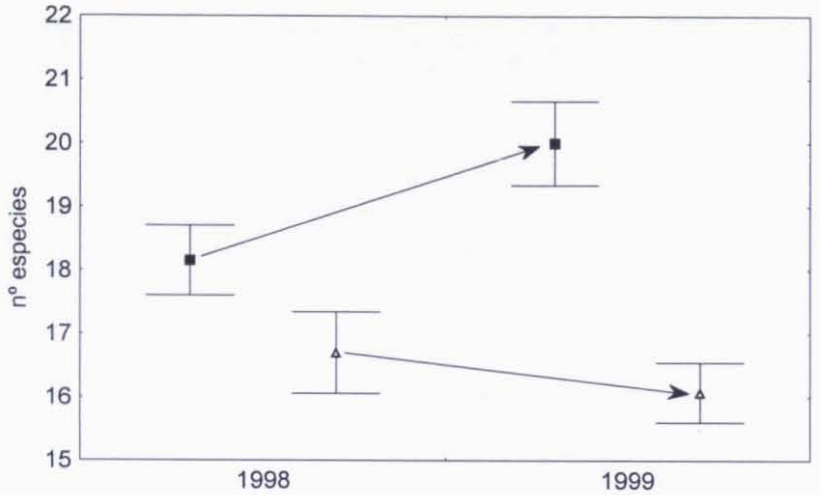


Figura 8.1. Riqueza de especies (media ± error típico) en las muestras sembradas (cuadrado negro) y en las control (triángulo hueco), los dos años estudiados.

8.3.2. Análisis taxonómico

Las 101 especies encontradas en los cuadrados sembrados, los dos años de estudio, pertenecieron a 25 familias; 22 en 1998, y 21 en 1999. Los cuadrados control mostraron una riqueza al nivel de familia algo menor: Las 78 especies encontradas en los dos años de muestreo correspondieron a 19 familias, todas encontradas en 1998; el muestreo de 1999 ofreció 2 familias menos.

Como se puede apreciar en la figura 8.2, apenas se apreciaron diferencias en los grupos de familias entre años ni entre tratamientos. Sin embargo, una exploración más detallada permite advertir que algunas de las especies presentes en los cuadrados sembrados no fueron detectadas nunca en los cuadrados control. Es el caso de la familia de las Plantagináceas, que apareció con tres especies en el tratamiento de siembra, mientras que ninguna de estas especies fue detectada en ninguno de los cuadrados control (Anexo 6).

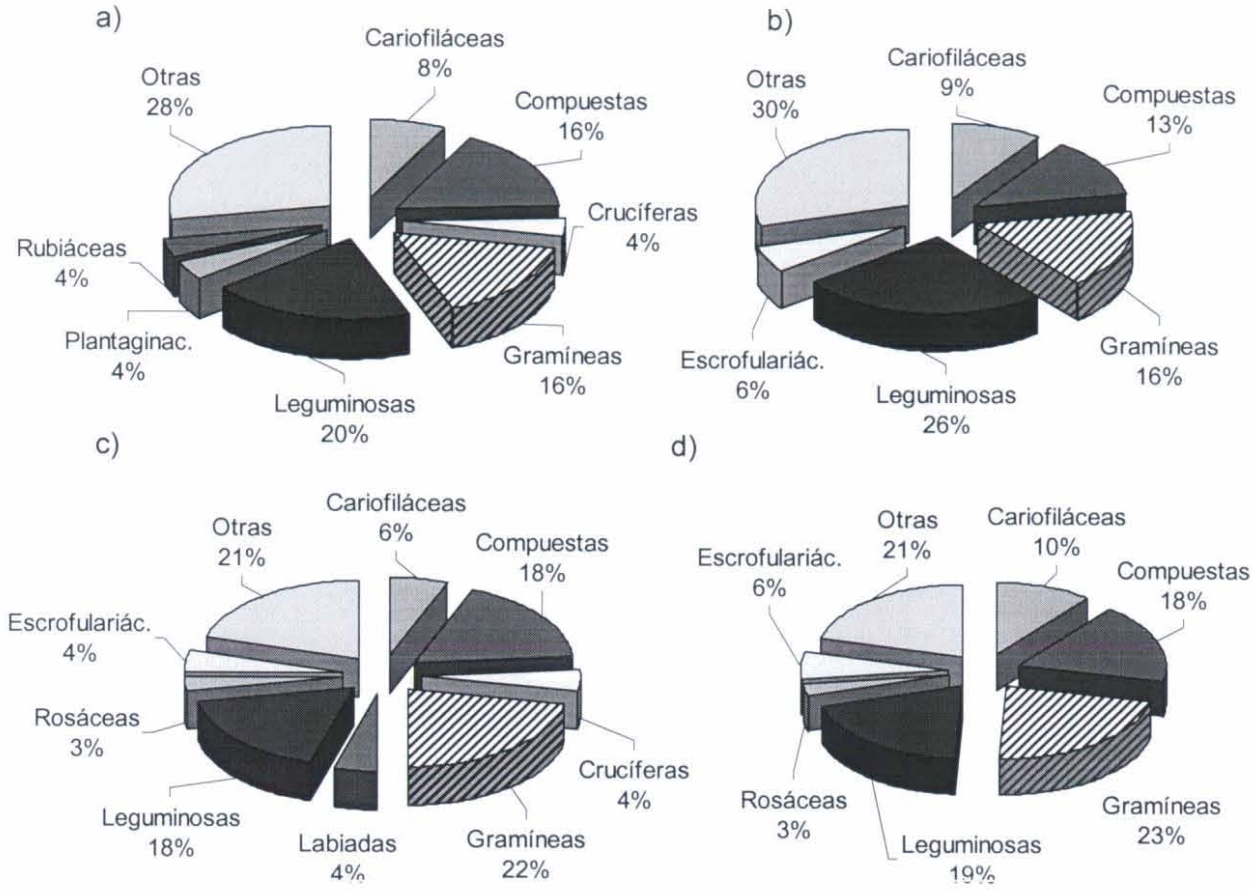


Figura 8.2. Composición taxonómica por familias de las especies recogidas en los muestreos de **a)** siembra, 1998; **b)** siembra, 1999; **c)** control, 1998; **d)** control, 1999.

8.3.3. Análisis por especies

Del total de especies detectadas durante los dos años de estudio, 31 fueron exclusivas de los cuadrados sembrados y no aparecieron en los cuadrados control. De estas 31 especies, 13 de ellas fueron recogidas en los muestreos de vegetación de matorrales, comentados en el capítulo 3 (Anexo 1) y otras 3 en los de banco de semillas (capítulo 4; Anexo 2). Ninguna otra especie de esta lista fue detectada en los diferentes muestreos efectuados en los matorrales no pastoreados a lo largo de la tesis.

Así pues, en los cuadrados sembrados aparecieron 15 especies propias de los pastizales pastoreados, es decir, nunca detectadas en los matorrales no pastoreados. De ellas, todas menos 2 (concretamente *Halimium viscosum* y *Ranunculus paludosus*) estaban presentes en las muestras de control de invernadero, específicas para este

experimento, o aparecieron en cualquiera de los muestreos de los sistemas pastoreados.

Las especies comunes, esto es, aquellas que fueron detectadas los dos años consecutivos, tanto en los cuadrados sembrados como en los cuadrados control fueron 47. Si se contabilizan únicamente las especies que se detectaron en el muestreo del año 1998, el número aumenta hasta 58, idéntico valor que en 1999.

El año 1998, de las 58 especies comunes sólo 7 presentaron diferencias significativas en su cobertura por cuadrado entre tratamientos, de las que 6 presentaron más cobertura en los cuadrados sembrados (tabla 8.3). En el año 1999 fueron 10 las especies comunes con diferencias significativas entre tratamientos; en este caso, las especies con mayor cobertura en los cuadrados sembrados fueron 6, y las otras 4 presentaron más cobertura en los cuadrados control (tabla 8.3). Como se puede apreciar en esta tabla, todas las especies comunes que presentaron mayor cobertura en los cuadrados sembrados también estuvieron presentes, algunas en gran abundancia, en las muestras de excrementos que sirvieron de control en el invernadero.

Tabla 8.3. Especies con diferencias significativas (U de Mann-Whitney; $\alpha<0,05$; n=40) en la abundancia por cuadrado entre tratamiento con siembra y control. Se presentan en negrita las especies con mayor abundancia en los cuadrados sembrados. También se muestran las germinaciones recogidas en el control de excrementos de invernadero.

1998	invernadero	1999	invernadero
Anthemis arvensis	71	***Anthemis arvensis***	71
Heliotropium europaeum	6	***Arenaria leptoclados***	-
Ornithopus compressus	47	*Campanula lusitanica*	-
Plantago coronopus	49	***Helianthemum apeninum***	-
Plantago lagopus	5	***Herniaria hirsuta***	131
Teesdalia coronopifolia	-	*Jasione montana*	-
Trifolium campestre	181	*Lavandula stoechas*	-
Trifolium glomeratum	298	*Linaria spartea*	-
Trifolium striatum	42	***Ornithopus compressus***	47
		Ornithopus perpusillus	5
		Sherardia arvensis	6
		Trifolium campestre	181
		Trifolium cernum	-
		Trifolium cherleri	1
		Trifolium dubium	29
		Trifolium glomeratum	298
		Trifolium phleoides	1
		Trifolium striatum	42

Si se consideran también aquellas especies no presentes al mismo tiempo en el tratamiento y en el control de campo, el número de especies con mayor cobertura en los cuadrados sembrados aumentó. De hecho, ninguna especie presentó diferencias significativas favorables a los cuadrados control, salvo las 5 comentadas (tabla 8.3). Todas estas especies, excepto 3, también fueron recogidas en las muestras control de invernadero.

8.3.4. Similitud entre tratamientos

Los valores del índice de similitud de Jaccard, para los datos referidos a las listas completas de especies, fueron bastante altos al comparar entre tratamientos, y menores al comparar con la lista de especies recogida en el control de invernadero (tabla 8.4).

La homogeneidad espacial de las muestras sometidas a tratamientos de siembra frente al control se testó utilizando los valores del índice de correlación de Spearman, mediante un test de ANOVA de medidas repetidas. Los resultados, sin embargo, no señalaron diferencias significativas, ni entre tratamientos, ni entre fechas.

Tabla 8.4. Valores del índice de similitud de Jaccard, para las comparaciones de las muestras de siembra de 1998 (SEMB98) y del siembra de 1999 (SEMB99) entre sí, y con el control de 1998 (CON98) y de 1999 (CON99) y con el control de invernadero (INVER). Listas completas de especies. En todos los casos, n = 176.

	Jaccard
SEMB98 – SEMB99	0,624
SEMB98 – CON98	0,652
SEMB99 – CON99	0,617
SEMB98 - INVER	0,404
SEMB99 – INVER	0,394
CON98 – INVER	0,330
CON99 - INVER	0,304

8.3.5. Similitud con la vegetación de la primavera de 1997

La correlación entre los cuadrados sembrados y la vegetación de los pastizales pastoreados muestreada en 1997 fue significativamente menor que la mostrada entre

los cuadrados control y la vegetación de los matorrales sin pastoreo muestreada en 1997 (tabla 8.5 y figura 8.3).

Tabla 8.5. ANOVA del efecto comparación y año de muestreo e interacción, sobre los valores del índice de correlación por cuadrado entre tratamiento de siembra-vegetación de los pastizales de 1997 y tratamiento control-vegetación de los matorrales de 1997 ($\alpha<0.05$).

	g.l.	M.C.	F	p
Comparación	1	0,017	119,194	**0,000**
Año	1	0,004	8,225	**0,005**
Comparación x Año	1	0,004	4,936	**0,029**

Lo comentado anteriormente se visualiza gráficamente en el escalado multidimensional que se presenta en la figura 8.4. En ella se puede apreciar que las muestras de vegetación muestreada en los pastizales pastoreados y en los matorrales sin pastoreo se ubican en dos subespacios claramente definidos, como ya se ha comentado anteriormente a lo largo de la tesis. Las muestras de siembra y de control de campo se ubican más cercanas a las muestras de vegetación de los matorrales, sin duda influidas por el peso de algunas especies características y muy abundantes, independientemente del tratamiento. El control de invernadero se ubica en el mismo subespacio que la vegetación de los sistemas pastoreados, aunque alejada de ella en el eje vertical.

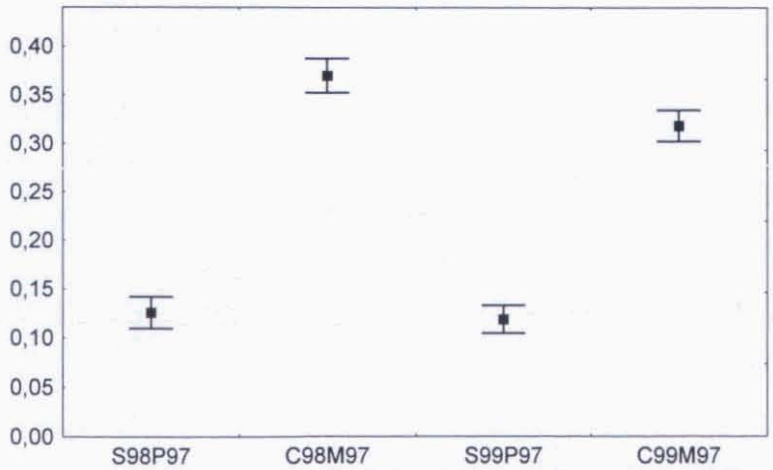


Figura 8.3. Media (± error típico) del coeficiente de correlación de Spearman (de 40 coeficientes independientes elegidos al azar), para las comparaciones de cada tratamiento con la vegetación muestreada en 1997. Las letras indican siembra (S) o control (C) y pastizales (P) o matorrales (M). Los números indican el año de muestreo.

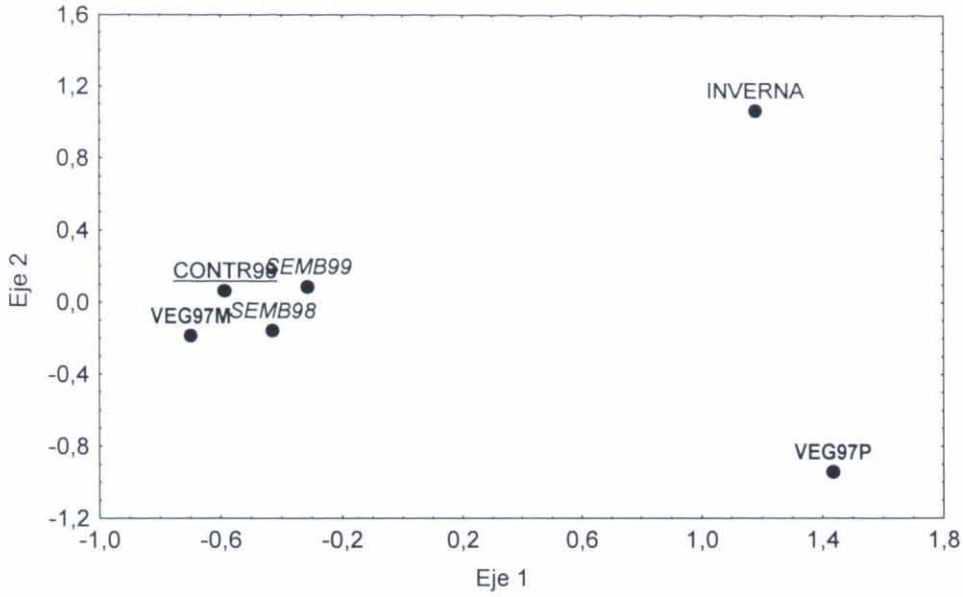


Figura 8.4. Escalado Multidimensional de las listas completas de especies recogidas en los muestreos de vegetación de 1997 (VEG), del experimento de siembra (SEMB), del control de campo (CONTR) y del control de invernadero (INVER). La letra final indica la vegetación de los pastizales (P) o de los matorrales (M). Los números indican el año de muestreo (98 ó 99). Estrés final de la configuración = 0,001.

8.4. Discusión

Los resultados del experimento de siembra de semillas mediante excrementos parecen mostrar que la dispersión de semillas puede ser un factor limitante en la composición de las poblaciones vegetales.

8.4.1. ¿Aparecen más especies tras la aplicación de los excrementos?

Las muestras sometidas a tratamiento de siembra presentaron una riqueza superior a las muestras control, tanto en lo referente a la riqueza total como en la riqueza por cuadrado. El segundo año las diferencias entre tratamiento y control se amplificaron. Este resultado es acorde con la hipótesis esperada acerca del incremento de especies en aquellas muestras que experimentaran un aporte extra de semillas.

La bibliografía al respecto es escasa, y algo contradictoria. Así, Houle y Phillips (1989) recogieron una mayor densidad de especies anuales tras un tratamiento de adición de semillas, en comunidades de las que estaban ausentes previamente, lo que asociaron con que la disponibilidad de semillas es el factor limitante, aunque estas especies resultaron finalmente dependientes de las condiciones abióticas y, al someterlas a estrés, terminaron por desaparecer. Resultados similares se pueden encontrar en Peart (1989b). Otros autores, por el contrario, no encontraron prácticamente efectos de la adición de semillas sobre la riqueza o la composición florística (p.e.: Burke y Grime, 1996). En caso de estudio que se presenta, en el que el aporte de semillas es por medio de excrementos, las comparaciones con otros trabajos son difíciles. El efecto de la adición de semillas con excrementos ha sido poco investigado hasta la fecha y únicamente en un caso se ha encontrado una influencia positiva de la deposición de excrementos de conejo sobre la riqueza de especies y la densidad de semillas del banco del suelo (Malo *et al.*; 1995). Posteriormente se discutirán las posibles razones para este comportamiento.

8.4.2. ¿Qué especies mostraron diferencias?

Un total de 15 especies de las encontradas únicamente en los cuadrados sembrados no habían sido detectadas nunca en los sistemas no pastoreados, incluyendo las muestras del banco de semillas del suelo. De ellas, 13 fueron encontradas en el

control de invernadero, a pesar de que este control sólo supone una pequeña submuestra de la lista completa de especies dispersadas en los excrementos. Así pues, estas especies sólo pudieron proceder de los aportes de semillas incluidos en los excrementos, a no ser que la alta heterogeneidad del banco del suelo, especialmente en su parte más profunda, hubiera evitado su detección en los muestreos efectuados (Capítulo 4).

Al comparar estas quince especies con su estrategia de persistencia asignada en el capítulo 5, sólo 3 (*Biserrula pelecinus*, *Petrhoragia nanteuilli* y *Trifolium strictum*) mostraron estrategias de tipo persistente (ya sea de media o de larga duración), mientras que 8 presentaron estrategias transitorias. Otras cuatro especies no pudieron recibir asignación. La estrategia predominantemente transitoria indica que, probablemente, estas especies no provienen del banco del suelo, ya que hubieran necesitado permanecer viables durante largo tiempo hasta germinar precisamente el año en que se muestrearon los cuadrados sembrados.

Entre estas 15 especies *nuevas* destacó la presencia de tres especies del género *Plantago* (*P. bellardi*, *P. coronopus* y *P. lagopus*), que, con frecuencia variable, fueron características de los sistemas pastoreados. Menos frecuentes, pero asimismo únicas de los sistemas sometidos a uso ganadero, fueron tres leguminosas (*Biserrula pelecinus*, *Trifolium cernum* y *T. tomentosum*). Estas especies se encontraron entre las que habían desaparecido de la vegetación de los matorrales no pastoreados (ver Capítulo 3). La aparición de estas especies (y casi con seguridad del resto) en las muestras sembradas sólo puede ser una consecuencia del tratamiento de siembra mediante excrementos.

El análisis de las especies presentes en el tratamiento y en el control señaló que casi todas las especies con más cobertura en los cuadrados sembrados que en los control se correspondieron con especies detectadas en el control del contenido de los excrementos realizado en el invernadero. Todas ellas, además, eran especies frecuentes en la vegetación de los pastizales pastoreados (Anexo 1). Al ampliar el análisis a las especies no comunes, prácticamente todas las que mostraron una cobertura significativamente superior en los cuadrados sembrados fueron especies recogidas en el control de invernadero.

Las especies que presentaron más cobertura en los cuadrados control se correspondieron, a su vez, con especies muy típicas del matorral (*Campanula lusitanica*, *Jasione montana*, *Lavandula stoechas* y *Linaria spartea*). Este resultado es curioso, y merece un apunte. Concretamente, el primer año de muestreo se detectaron

gran cantidad de germinaciones de cantueso, algo que no ocurrió el segundo año. Por supuesto, este hecho podría deberse a las condiciones ambientales del año 1999, que impidieran o dificultaran la germinación de las semillas de *Lavandula stoechas*. Sin embargo, la posibilidad de que existiera un desplazamiento o exclusión competitiva de estas especies por parte de las que llegaron con los excrementos, o quizá por los propios excrementos no debe ser descartada. Anteriormente se ha constatado que los peores competidores tienen, sin embargo, una mayor movilidad espacial, y así pueden escapar a la competencia (Ehrlén y van Groenendael, 1998). Además, en sistemas oligotróficos las especies pueden ser desplazadas más fácilmente que especies equivalentes, pero en sistemas ricos en nutrientes (Burke y Grime, 1996).

8.4.3. Similitud entre tratamientos y con la vegetación

La similitud entre el tratamiento con siembra y el control a escala de parcela fue muy alta, lo cual se debe a la gran cantidad de especies comunes a los dos factores del análisis. Efectivamente, a pesar de que las siembras incrementaran la riqueza de especies, es indudable que especies características de los sistemas no pastoreados estaban también representadas, lo cual incrementó la similitud cualitativa. La hipótesis de partida sobre la mayor homogeneidad que deberían mostrar los cuadrados tras la aplicación de los excrementos no resultó validada, aunque es probable que un seguimiento durante más años diera resultados diferentes.

Respecto al parecido de las muestras con la vegetación, los cuadrados control presentaron una correlación significativamente mayor con la vegetación de los matorrales no pastoreados cercanos, muestreados en 1997, que la que mostraron los cuadrados sembrados con la vegetación de los pastizales pastoreados. El escalado multidimensional manifestó que el peso de las especies características del matorral que, evidentemente, también se encontraban en las muestras sembradas, era superior al peso relativo de las especies introducidas mediante los excrementos. Nuevamente, sería necesario incorporar a este trabajo los datos de los años posteriores, que podrían aportar más información acerca de la persistencia de estas especies en el suelo (y en el banco, por supuesto), y de la posible exclusión que ejercieran sobre las especies típicas del matorral.

8.4.4. ¿Qué razones existen para encontrar estas diferencias?

Los factores que limitan la pertenencia de una especie a una comunidad se pueden resumir en tres: i) factores relacionados con las características físicas del medio, lo que aquí se ha denominado condiciones ambientales; ii) factores relacionados con interacciones bióticas (competencia, depredación, herbivoría, alelopatía, etc.); y iii) factores relacionados con la capacidad dispersiva de las plantas (Houle y Phillips, 1989). Los resultados expuestos en este capítulo parecen indicar que las condiciones ambientales imperante en los matorrales no pastoreados no son impedimento para el establecimiento de especies procedentes de los sistemas pastoreados (con las reservas que impone el efectuar la siembra por medio de excrementos triturados).

El éxito (al menos durante los dos años de seguimiento) que mostraron algunas de las especies de pastizal presentes en los excrementos puede deberse a dos razones: En primer lugar, a que estas especies son capaces de germinar y establecerse con éxito en sistemas aparentemente diferentes del cual provienen, como serían en este caso los matorrales. En este caso, las diferentes condiciones ambientales de los sistemas pastoreados y no pastoreados no serían un impedimento para su establecimiento.

En segundo lugar, a que las especies fueron introducidas efectivamente por medio de los excrementos. En este punto debería comentarse que la adición de semillas por medio de excrementos podría generar un cambio en las condiciones ambientales que, si bien se supone de poca entidad y con facilidad para su pérdida, debido a su trituración, podría resultar suficiente para permitir el establecimiento de especies con exigencias acerca de, por ejemplo, las concentraciones de nitrógeno del suelo. Algunos autores han mostrado la influencia negativa de la adición de nitrógeno sobre la diversidad (Goldberg y Miller, 1990; ver, sin embargo, Carson y Pickett, 1990), aunque en el caso que aquí se estudia, los pequeños aportes procedentes de los excrementos triturados podrían haber generado el efecto contrario en sistemas de por sí oligotróficos (Huston, 1979)

Parece evidente que, si estas especies pueden germinar y establecerse durante, al menos dos años, pero no habían sido detectadas previamente en los sistemas no pastoreados, se debe a una baja disponibilidad de semillas como consecuencia, quizás de un déficit en sus mecanismos dispersivos. Si las semillas no llegan a los sistemas no pastoreados, no es posible que se encuentren individuos adultos. Los aportes efectuados podrían emular, salvando las distancias, los que ejercería un herbívoro en condiciones naturales. Por supuesto, el hecho de haber triturado los

excrementos podría haber facilitado la germinación de muchas semillas, aunque se considera que el hecho es suficientemente representativo como para ser tenido en cuenta.

La disponibilidad de semillas parece ser, entonces, el factor limitante en los procesos descritos, tanto para los incrementos de la riqueza de especies de las muestras sometidas a tratamiento, como para los cambios en la composición florística. Aunque las fuentes de semillas se encuentran cercanas a la zona muestreada (menos de 50 metros), la ausencia de ganado debe estar afectando a la disponibilidad real de las semillas en los sistemas no pastoreados. Por supuesto, no sólo es necesaria la existencia de semillas, sino también que esas semillas encuentren sitios adecuados para su germinación (Oesterheld y Sala, 1990). La detección de estas especies en estado adulto indica que al menos una parte de las semillas encontraron dichos *safe sites*, por lo que el condicionante ambiental debe ser un factor menos importante y el auténtico cuello de botella que restringe o impide la existencia en el matorral no pastoreado de especies procedentes del pastizal pastoreados es la disponibilidad de semillas. Es decir, las especies incorporadas mediante los excrementos necesitarían de un mecanismo de dispersión *asistida* para llegar a esos sitios (Primack y Miao, 1992). La desaparición de estos mecanismos podría generar extinciones locales de estas especies, a menos que dispusieran de bancos de semillas suficientemente grandes y persistentes (Fischer *et al.*, 1996). Esto es especialmente importante en comunidades dominadas por anuales, donde las tasas de extinción de las poblaciones son más elevadas que en comunidades de perennes (Ehrlén y van Groenendael, 1998).

El potencial de una especie para colonizar un área depende de los mecanismos dispersivos de esa especie y de la distancia que tienen que recorrer sus diásporas para alcanzar *microespacios* adecuados para la germinación de sus semillas (Ehrlén y van Groenendael, 1998). La dispersión mediada por animales es el principal medio de dispersión de semillas, al menos a escalas de paisaje, y la distancia recorrida por las diásporas depende de si el animal-agente dispersivo involucrado tiene restringidos sus movimientos (O'Connor, 1991; Poschlod *et al.*, 1998). La anemocoria no es un método de dispersión muy eficaz (ver capítulo 7), y en paisajes con cierto grado de fragmentación no contribuye apenas a la colonización de nuevos lugares adecuados (Strykstra *et al.*, 1998b). Sin la disponibilidad de vectores de dispersión de semillas adecuados, las especies de una comunidad dada (en este caso, los pastizales pastoreados) difícilmente alcanzarán lugares adecuados para su establecimiento en zonas cercanas (Bakker *et al.*, 1998). Una zona rica en especies se convierte en una fuente emisora de diásporas a sus alrededores (Bakker *et al.*, 1998).

Es posible imaginar que la afluencia más o menos habitual de ganado procedente de los pastizales pastoreados a las fincas no pastoreadas podría generar cambios de entidad en la composición de las comunidades vegetales. La importancia de los animales como vectores de dispersión de semillas y, por consiguiente, como factores potenciales de inducción de cambios en la composición florística y en la riqueza de especies han sido apuntados anteriormente (ver, por ejemplo, Poschlod *et al.*, 1998 y las referencias citadas en el capítulo anterior).

Las argumentaciones anteriores podrían ser rebatidas, al menos en parte, arguyendo que existen animales, como el conejo, que no están sujetos a las limitaciones de propiedad de las fincas y que, por tanto, pueden moverse libremente entre los dos sistemas estudiados, transportando en sus heces, piel y patas semillas de las especies típicas de los sistemas pastoreados hacia los no pastoreados. En el capítulo anterior se comprobó que existían diferencias en la cantidad de semillas transportadas en los excrementos entre vacas y caballos, por un lado, y conejos, por el otro. Si bien la escasez de muestras de conejo impide efectuar valoraciones sobre el número de especies, sí es posible afirmar que la importancia cuantitativa del conejo u otros herbívoros silvestres como dispersantes es menor que la del ganado doméstico, algo que ya ha sido comentado anteriormente (Poschlod *et al.*, 1998). Estos mismos autores insisten en que no existen vectores dispersivos que sean capaces de reemplazar o sustituir al ganado doméstico.

En cierta manera resultó decepcionante comprobar que, tras dos años de seguimiento, no se apreciaron diferencias en el parecido interno de las muestras. Efectivamente, siguiendo los resultados expuestos en el capítulo 3, era probable esperar que la las muestras sometidas a tratamiento de siembra hubieran mostrado una homogeneidad más alta que las control. Los pocos años transcurridos podrían ser una causa para la no detección de diferencias, aunque también es probable que la emulación de los mecanismos dispersivos no fuera suficiente para deshacer la alta heterogeneidad existente en los sistemas no pastoreados. En cualquier caso, esta hipótesis de trabajo no debe ser definitivamente descartada, ya que los procesos dispersivos se han confirmado como elementos clave para entender la heterogeneidad a pequeña escala en muchas poblaciones vegetales (Lee, 1993).

8.4.5. Utilidad en la restauración de sistemas ricos en especies

Algunos autores han mencionado la utilidad de las siembres de semillas en la restauración de la riqueza de especies de aquellas comunidades que, tras el abandono de prácticas tradicionales, han perdido parte de su diversidad (Holue y Phillips, 1989; Peart, 1989b; Dutoit y Alard, 1995). Los resultados presentados indican que la potencialidad de restauración de matorrales no pastoreados (si ese fuera el objetivo) mediante este tipo de experimentos es elevada.

Junto al éxito en la introducción de especies se encuentran otros factores que permiten considerar a esta técnica como útil en tareas de restauración. Por ejemplo, por su semejanza con procesos naturales, por la dificultad o alto coste de otros mecanismos (plantaciones o transplantes, por ejemplo), y porque permite utilizar, sin esfuerzo adicional, infinidad de genotipos, ecotipos y variedades. Además, desciende la probabilidad de que limitaciones ambientales, climáticas, ecofisiológicas, impidieran el éxito de la restauración, problemas habituales de los transplantes. Aunque, probablemente, sería necesario completar este tipo de técnicas con otras que limitaran la competencia de especies leñosas, por ejemplo. La mejor opción, sin duda, sería introducir de nuevo el ganado, de manera simultánea con los actuales pastizales pastoreados, aunque algunos estudios han mostrado la negativa influencia que puede suponer el incremento de presión ganadera sobre la diversidad de sistemas pobres en nutrientes (Proulx y Mazumder, 1998).

CAPÍTULO 9. CONCLUSIONES GENERALES

9.1. Aspectos generales

El abandono de las prácticas ganaderas, al menos tras un largo plazo desde ese abandono, ha generado cambios sustanciales en la estructura y la dinámica de las comunidades vegetales. La modificación principal se produce con la sustitución del típico paisaje de pasto de baja altura, dominado por especies anuales, por un matorral de cantueso, con huecos entre las matas donde se disponen algunas especies herbáceas de tallas diversas. Pero existen también otra serie de transformaciones, menos apreciables a primera vista, pero de gran entidad, y que afectan a la estructura interna y al funcionamiento de los sistemas.

Como resumen general de estos cambios debe destacarse el muy diferente espectro florístico de las dos comunidades estudiadas, tanto en lo referente a la vegetación establecida como al banco de semillas del suelo, y que se ha reflejado claramente en los escasos porcentajes de similitud entre sistemas. Las teorías clásicas sobre uso ganadero y diversidad de pastizales, que predicen una mayor riqueza de especies en áreas mediterráneas sometidas a un pastoreo extensivo, frente a aquellas zonas que hayan sufrido un cese de este tipo de actividad, no se han reforzado, sin embargo, aunque no se descarta que estas hipótesis sean ciertas a escala paisajística. Los resultados de la riqueza de especies a las escalas mayores de los análisis mostraron valores extraordinariamente similares, tanto en la vegetación como en el banco del suelo, y únicamente al descender en la escala se apreciaron mayores valores de riqueza en los pastizales pastoreados. Este hecho, unido a la mayor heterogeneidad en el reparto espacial de las especies apreciado en los matorrales, permitió considerar a los sistemas no pastoreados como un conjunto de manchas o teselas, donde las especies tienen dificultad para alcanzar espacios cercanos.

A la parcheada estructura espacial de las especies presentes en los matorrales se une el hecho de que la dispersión temporal (por medio de estrategias de persistencia en el banco de semillas) es de baja entidad. En este aspecto no se encontraron diferencias entre sistemas, y más del 70% de las especies de los dos sitios presentaron un comportamiento transitorio. Las especies, por tanto, ven limitada su capacidad de dispersión en el tiempo, y aunque este suceso no es dependiente del uso ganadero,

debe tener consecuencias fundamentales sobre la distribución espacial de las especies y los fenómenos de rarefacción.

Las razones de este aislamiento local de las poblaciones o rarefacción de especies en los sistemas no pastoreados se han explorado en función de la importancia relativa de los mecanismos de dispersión de semillas. La lluvia de semillas se ha revelado como el principal factor de entrada de propágulos al banco del suelo, especialmente en los sistemas pastoreados. Pero este vector de transferencia de semillas dispersa las semillas a cortas distancias, impidiendo alejar la diáspora del parental.

Respecto a los mecanismo de dispersión a grandes distancias, y con las limitaciones obvias que han supuesto los muestreos efectuados, se ha comprobado que la potencialidad de transporte de semillas por el ganado, tanto endo como exozoócoramente, es muy elevada, favoreciendo los procesos de alejamiento de diásporas del parental e incrementando la homogeneidad espacial. Mecanismos de dispersión independientes del ganado, como la anemocoria, se han revelado insuficientes para sustituir a los herbívoros, por lo que los sistemas no pastoreados sufren de una importante carencia para la dispersión de las semillas.

Finalizando, existía la posibilidad de que la menor riqueza a las escalas detalladas de análisis y la alta heterogeneidad de los sistemas no pastoreados respondieran a variables distintas de la dispersión, como, por ejemplo, fenómenos de exclusión competitiva o restricciones ambientales a la germinación de semillas que, eventualmente, pudieran llegar a estos sistemas. Los resultados del último experimento efectuado han puesto de manifiesto que la dispersión de semillas es el cuello de botella para el establecimiento de muchas especies, ya que son capaces de germinar y mantenerse con éxito durante al menos dos años, tras haber sido sembradas experimentalmente. La inexistencia de mecanismos dispersivos que transporten semillas de los sistemas pastoreados a los no pastoreados es la razón fundamental del descenso de la riqueza a pequeña escala y del incremento de la heterogeneidad, con la consiguiente rarefacción de especies e incremento del riesgo de extinciones locales.

9.2. Conclusiones particulares

Capítulo 2. Metodología utilizada.

* El método más adecuado para recoger la alta variabilidad de semillas y especies que se encuentran en el banco del suelo de sistemas mediterráneos es el método de germinación en invernadero sin concentración de las muestras.

Capítulo 3. Estructura de la vegetación.

* El abandono del uso ganadero a largo plazo no generó cambios sustanciales sobre la riqueza de especies o la diversidad de la vegetación a escala de comunidad, aunque se apreció una tendencia a la disminución de especies a las escalas más detalladas de análisis.

* En ausencia de pastoreo por herbívoros se aprecia un incremento de la heterogeneidad espacial, que se puede relacionar con el efecto homogeneizador del pastoreo.

* El abandono del uso ganadero, asimismo, provocó cambios sustanciales sobre la composición florística, incrementando la talla y la longevidad de las especies. Un relativamente elevado número de especies típicas de los sistemas pastoreados desapareció tras un cese del pastoreo suficientemente prolongado como el aquí estudiado.

Capítulo 4. Estructura de los bancos de semillas.

* El banco de semillas se vió fuertemente afectado por el abandono del pastoreo, experimentando importantes diferencias en la densidad de semillas en todos los momentos del año, en relación con los sistemas pastoreados.

* La capa superficial del banco del suelo de los pastizales pastoreados presentó una acusada variación estacional de la densidad de semillas, con un pico marcado en el muestreo de otoño. Los matorrales, por el contrario, mostraron un comportamiento aparentemente más estable, al menos en cuanto a la densidad de semillas.

* La capa profunda no mostró apenas variaciones estacionales acusadas, ni prácticamente entre sistemas, lo que reveló un comportamiento estable y poco influido por la producción de la temporada.

* La riqueza de especies presentó un comportamiento paralelo al detectado en la vegetación, con valores similares a los encontrados en los sistemas pastoreados a la escala de comunidad, y con fuertes descensos en la riqueza a escala de unidad muestral. La capa superficial mostró siempre mayor número de especies que la profunda.

* La composición florística del banco de semillas se vió alterada por el abandono de las prácticas ganaderas.

* Los bancos de las zonas no pastoreadas también mostraron una heterogeneidad más alta que los bancos de las zonas pastoreadas.

Capítulo 5. Estrategias de persistencia de los bancos de semillas.Relaciones vegetación-banco.

* La clasificación que ofreció resultados más concluyentes sobre la estrategia de persistencia de las semillas en el suelo fue la modificada a partir de la clasificación expuesta por Thompson *et al.* (1997).

* Utilizando este método de clasificación no se apreciaron diferencias fundamentales, atribuibles al uso ganadero, en las estrategias de persistencia predominantes en cada sistema. Las especies con estrategias de persistencia de larga duración fueron muy escasas. La mayor parte de las especies presentaron estrategias transitorias o persistentes de corta o media duración. También se apreció que las especies pueden presentar un comportamiento variable entre sistemas e incluso dentro de un mismo sistema.

* La elevada fluctuación estacional en la densidad de semillas de los sistemas pastoreados mostró que existe un alta proporción de semillas con características transitorias. En el caso de los matorrales no pastoreados, y a pesar de su baja variación estacional en la densidad de semillas, la baja similitud entre las muestras de banco de semillas de otoño y primavera indican un comportamiento similar al de los sistemas pastoreados, con alta transitoriedad en la mayoría de las especies y con un componente persistente que garantiza la respuesta ante cambios ambientales o

sucesos catastróficos. Debe recordarse que no es lo mismo hablar de especies transitorias que de semillas transitorias.

* El pastoreo hace aumentar la similitud del banco de semillas y de la vegetación a todas las escalas, lo que fortalece las consideraciones previas acerca de la mayor homogeneidad espacial que presentan los sistemas pastoreados.

Capítulo 6. Dispersión a corta distancia.

* La incorporación de semillas por procesos dispersivos a corta distancia (lluvia de semillas) fueron especialmente importante en los pastizales pastoreados. La elevada diversidad y densidad de semillas de la lluvia incrementa la capacidad de amortiguamiento del banco del suelo de los sistemas pastoreados ante perturbaciones episódicas.

* Los sistemas no pastoreados presentaron un comportamiento estable, con menor aporte de semillas por procesos dispersivos cercanos. La falta de acoplamiento entre la densidad de semillas de la lluvia y de los bancos de otoño y primavera de los sistemas no pastoreados podría deberse a procesos de dispersión secundaria, germinación de semillas tardía o a problemas metodológicos ligados a la heterogeneidad del banco o a una reducción de la depredación post-dispersiva de semillas.

* La lluvia de semillas es, aparentemente, el principal flujo de entrada de semillas a los bancos del suelo de ambos sistemas. Sin embargo, los relativamente bajos valores de similitud indicaron que además de la lluvia de semillas que cae al suelo procedente de la vegetación cercana, deben existir otras fuerzas de variación en las comunidades como otro tipo de procesos dispersivos o eventos de producciones de semillas extraordinariamente altas de unas pocas especies.

*** Capítulo 7. Dispersión a gran distancia.**

* El ganado es un vector de importancia capital en la dispersión de semillas, tanto por medio de sus excrementos como por las diásporas con potencialidad de prenderse a su piel o patas. Los sistemas no pastoreados carecen de este mecanismo, por lo que disminuye la potencialidad de colonización de sitios lejanos al parental.

* Otros mecanismos de dispersión independientes del ganado, como la anemocoria, son de escasa o casi nula importancia, en ambos sistemas.

* En definitiva, los matorrales no pastoreados se comportarían como un conjunto de parches aislados unos de otros. La distancia potencial que podrían alcanzar las semillas de las especies ubicadas en cada parche sería relativamente corta, en términos absolutos, e infinitamente pequeña en comparación con la distancia que alcanzarían las semillas de las especies del pastizal pastoreado.

Capítulo 8. Condiciones ambientales o vectores dispersivos.

* La siembra de las semillas contenidas en los excrementos incrementó sustancialmente la riqueza de especies y provocó variaciones en la composición florística de las comunidades vegetales. La persistencia de las especies durante los dos años de muestreo aseguró que este fenómeno no era de carácter temporal y que la ausencia de dichas especies de los sistemas no pastoreados no se debe a las diferentes condiciones ambientales sino a un déficit de mecanismos dispersivos, que impiden la llegada de semillas a estos lugares.

9.3. Algunos aspectos inexplorados de la ecología de los bancos de semillas

A lo largo de esta memoria se ha investigado la estructura general de los bancos de semillas del suelo en dos sistemas sometidos a distinto uso ganadero y se han prospectado algunos de los flujos de entrada y salida de las semillas. Sin embargo, existen varios temas relacionados que, de forma consciente, bien por su compleja aproximación metodológica, bien por la escasez de tiempo y recursos, se han evitado de manera consciente en la investigación. No es el deseo de esta tesis mantenerlos en el olvido como estratagema de escape ante posibles críticas, sino, más bien, comentar su existencia y mantener la puerta abierta hacia futuras exploraciones. A continuación se exponen brevemente algunas materias en las que indagar.

Uno de los aspectos más estudiados de la ecología de las semillas es el efecto de la depredación predispersiva, aunque en escasas ocasiones se ha conseguido estimar con fiabilidad sus consecuencias sobre la dinámica de la comunidad vegetal (Chambers y MacMahon, 1994). Mucho menos estudiado es el efecto que los procesos de depredación tienen sobre el banco de semillas del suelo, o en qué medida se producen este tipo de procesos sobre las semillas ya depositadas en él. Este aspecto no se contempla en la tesis, ya que es objeto de un estudio en profundidad que se desarrolla en este mismo Departamento.

El efecto de los patógenos sobre las semillas de los bancos del suelo ha sido, aún, menos estudiado que la depredación. En general, se ha considerado que patógenos como hongos o bacterias pueden producir la muerte directa de las semillas por necrosis de tejidos, o bien actuar de manera indirecta, mediante la producción de residuos metabólicos tóxicos. Otros patógenos, como algunos virus, aceleran la actividad metabólica de las semillas, generando muerte por senescencia anticipada. Sin embargo, algunos trabajos han avanzado que las semillas latentes pueden presentar una susceptibilidad al ataque por patógenos mucho menor que las semillas fisiológicamente activas o en proceso de germinación (ver revisión en Chambers y MacMahon, 1994).

Otra de la principales causas de pérdida de las semillas del banco del suelo es la muerte en el momento de iniciarse la germinación. Este aspecto podría incluirse en las salidas del banco por germinación, aunque no ha sido suficientemente investigada. El problema de su estudio es metodológico, por su evidente complejidad, pero también

conceptual, ya que no se localiza en ninguno de los dos cuerpos de estudio principales: las semillas recién germinadas y posteriormente muertas no forman parte de las plántulas, ni de las semillas más o menos latentes de los bancos del suelo. Además, este tipo de procesos podrían ser más habituales en aquellos hábitats de clima fluctuante, o tras sucesos climáticos excepcionales (grandes sequías, heladas tempranas o tardías, etc.).

La senescencia es uno de los asuntos más oscuros de la ecología de semillas. Tradicionalmente se ha tratado este aspecto desde un punto de vista indirecto, asignando clases de persistencia en el banco del suelo a las especies presentes en el mismo (ver, p.e. Thompson y Grime, 1979). Esta aproximación es la utilizada en este trabajo. También se han hecho estimas de longevidad tras constatar la existencia de semillas en lugares de edad conocida (en las pirámides de Egipto, por ejemplo, o en experimentos de almacenamiento en laboratorio). Sin embargo, no se conocen exactamente los efectos que las diferentes y variables condiciones ambientales tienen sobre el tiempo máximo y mínimo de vida de una semilla.

El proceso de entrada de las semillas en el banco tampoco es excesivamente conocido. Se han sugerido procesos graduales de acumulación de materia, ciclos alternantes de congelación - descongelación del suelo, percolación de agua, actividad de gusanos, hormigas, roedores, etc., y, por supuesto, la actuación conjunta de varios de estos factores. Sin embargo, queda por desentrañar la importancia relativa de cada uno de ellos, así como los efectos colaterales sobre inducción o rotura de latencias, incremento de tasas de mortalidad, etc.

El desarrollo de estudios en profundidad sobre todos o algunos de estos aspectos podría ayudar a mejorar el conocimiento actual sobre los bancos de semillas del suelo, y su importancia en la dinámica general de las comunidades vegetales. Por ejemplo, la constatación del número real de semillas que salen del banco del suelo por germinación y posterior establecimiento ayudaría a evaluar convenientemente las tasas de cambio entre bancos de otoño y primavera y la resistencia que presentan estos *compartimentos* a variaciones de las condiciones ambientales, reexaminando su papel como elementos de amortiguación de perturbaciones.

Madrid, febrero de 2000

BIBLIOGRAFÍA

Agnew, A. D. Q. y Flux, J. E. C. (1970) Plant dispersal by hares (*Lepus capensis* L.) in Kenya. *Ecology,* **51**: 735-737.

Andersen, M. C. (1992) An analysis on variability in seed settling velocities of several wind-dispersed Asteraceae. *American Journal of Botany,* **79**: 1087-1091.

Andersen, M. C. (1993) Diaspore morphology and seed dispersal in several wind-dispersed Asteraceae. *American Journal of Botany,* **80**: 487-492.

Anderson, V. J. y Briske, D. D. (1995) Herbivore-induced species replacement in grasslands: is it driven by herbivory tolerance or avoidance? *Ecological Applications,* **5**: 1014-1024.

Archibold, O. W. (1980) Seed input as a factor in the regeneration of strip-mine wastes in Saskatchewan. *Canadian Journal of Botany,* **58**: 1490-1495.

Arqueros, L.; Sánchez, A. M.; Azcárate, F. M.; Zalatnai, M. y Peco, B. (1999) Variability in seed morphology and weight in Mediterranean grasslands of Central Spain. En: *VII European Ecological Congress. The European dimension in Ecology. Perspectives and Challenges por the 21st* century, pp. 258. Halkidiki, Grecia.

Baalen, J. van (1982) Germination ecology and seed population dynamics of *Digitalis purpurea. Oecologia,* **53**: 61-67.

Baker, H. G. (1974) The evolution of weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics,* **5**: 1-24.

Baker, H. G. (1989) Some aspects of the natural history of seed banks. En: Leck, M. A.; Parker, V. T. y Simpson, R. L. (eds.) *Ecology of soil seed banks,* pp. 9-21. Academic Press, Inc. San Diego, California.

Bakker, J.P. (1989) *Nature grasslands management by grazing and cutting.* Kluwer Academic Publishers. Dordrecht.

Bakker, J. P.; Bos, A. F.; Hoogveld, J. y Muller, H. J. (1991) The role of the seed bank in restoration management of semi-arid grasslands. En: Ravera, O. (ed.) *Terrestrial and aquatic ecosystems; perturbation and recovery,* pp. 449-455. Ellis Horwood. New York.

Bakker, J. P.; Bakker, E. S.; Rosén, E.; Verweij, G. L. y Bekker, R. M. (1996a) Soil seed bank composition along a gradient from dry alvar grassland to *Juniperus* shrubland. *Journal of Vegetation Science,* **7**: 165-176.

Bakker, J. P.; Poschlod, P.; Strykstra, R. J.; Bekker, R. M. y Thompson, K. (1996b) Seed banks and seed dispersal: important topics in restoration ecology. *Acta Botanica Neerlandica,* **45**: 461-490.

Bakker, J. P.; van Andel, J. y van der Maarel, E. (1998) Plant species diversity and restoration ecology: Introduction. *Applied Vegetation Science,* **1**: 5-8.

Baldock, D.; Beaufoy, G. y Clark, J. (1994) *The nature of farming: low intensity farming systems en nine European countries.* Institute for European Environmental Policy. London.

Ball, D. A. y Miller, S. D. (1989) A comparision of techniques for estimation of arable soil seedbanks and their relationship to weed flora. *Weed Research,* **29**: 365-373.

Bartolome, J. W. (1979) Germination and seedling establishment in California annual grassland. *Journal of Ecology,* **67**: 273-281.

Baskin, J.M. y Baskin, C.C. (1989) *Physiology of dormancy and germination in relation to seed bank ecology.* En: Leck, M.A.; Parker, V.T. y Simpson, R.L. (eds.) *Ecology of soil seed banks*, pp. 53-66. San Diego, California.

Bekker, R. M.; Verweij, G. L.; Smith, R. E. N.; Reine, R.; Bakker, J. P. y Schneider, S. (1997) Soil seed banks in European grasslands: does land use affect regeneration perspective? *Journal of Applied Ecology,* **34**: 1293-1310.

Bekker, R. M., Oomes, M. J. M., and Bakker, J. P. (1998a). The impact of groundwater level on soil seed bank survival. *Seed Science Research,* **8**: 000-000.

Bekker, R. M., Schaminée, J. H. J., Bakker, J. P., and Thompson, K. (1998b). Seed bank characteristics of Dutch plant communities. *Acta Botanica Neerlandica,* **47**: 15-26.

Bekker, R. M.; Bakker, J. P.; Grandin, U.; Kalamees, R.; Milberg, P.; Poschlod, P.; Thompson, K. y Willems. J.H. (1998c) Seed size, shape and vertical distribution in the soil: indicators of seed longevity. *Functional Ecology,* **12**: 834-842.

Belsky, A. J. (1986) Does herbivory benefits plants? A review of the evidence. *The American Naturalist,* **127**: 870-892.

Benoit, D. L.; Kenkel, N. C. y Cavers, P. B. (1989) Factors influencing the precision of soil seed bank estimates. *Canadian Journal of Botany,* **67**: 2833-2840.

Bernáldez, F. G. (1991) Ecological consequences of the abandonment of traditional land use system in Central Spain. *Options Méditerranéennes-Série Séminaires,* **15**: 23-29.

Bertiller, M. B. (1992) Seasonal variation in the seed bank of a Patagonian grassland in relation to grazing and topography. *Journal of Vegetation Science,* **3**: 47-54.

Bigwood, D. W. y Inouye, D. W. (1988) Spatial pattern analysis of seed banks: an improved method and optimized sampling. *Ecology,* **69**: 497-507.

Booth, B. D. y Larson, D. W. (1998) The role of seed rain in determining the assembly of a cliff community. *Journal of Vegetation Science,* **9**: 657-668.

Brenchley, W. E. (1918) Buried weed seeds. *Journal of Agricultural Science,* **9**: 1-31.

Brenchley, W. E. y Warington, K. (1930) The weed seed population of arable soil I. Numerical estimation of viable seeds and observations on their natural dormancy. *Journal of Ecology,* **18**: 235-272.

Briske, D. D. y Noy-Meir, I. (1998) Plant responses to grazing: a comparative evaluation of annual and perennial grasses. En: Papanastasis, V. P. y Peter, D. (eds.) *Ecological basis of livestock grazing in mediterranean ecosystems,* pp. 13-26. European Commision. Science, Research and Development. Luxemburgo.

Brown, D. (1992) Estimating the composition of a forest seed bank: a comparision of the seed extraction and seedling emergence methods. *Canadian Journal of Botany,* **70**: 1603-1612.

Brown, J. S. y Venable, D. L. (1986) Evolutionary ecology of seed bank annuals in temporally varying environments. *American Naturalist,* **127**: 31-47.

Bullock, S. H. y Primack, R. B. (1977) Comparative experimental study of seed dispersal on animals. *Ecology,* **58**: 681-686.

Bullock, J. M.; Hill, B. C.; Silvertown, J. y Sutton, M. (1995) Gap colonization as a source of grassland community change. Effects of gap size and grazing on the rate and mode of colonization by different species. *Oikos,* **72**: 273-282.

Burke, M. J. W. y Grime, J. P. (1996) An experimental study of plant community invasibility. *Ecology,* **77**: 776-790.

Carson, W. P. y Pickett, S. T. A. (1990) Role of resources and disturbance in the organization of an old-field plant community. *Ecology,* **71**: 226-238.

Casado, M. A.; De Miguel, J. M.; Sterling, A.; Peco, B.; Galiano, E. F. y Pineda, F. D. (1985) Production and spatial structure of Mediterranean pastures in different stages of ecological succession. *Vegetatio,* **64**: 75-86.

Cavers, P. B. (1983) Seed demography. *Canadian Journal of Botany,* **61**: 3578-3590.

Cavers, P. B. (1995) Seed banks: memory in soil. *Canadian Journal of Soil Science,* **75**: 11-13.

Cavers, P. B. y Benoit, D. L. (1989) Seed banks in arable land. En: Leck, M. A.; Parker, V. T. y Simpson, R. L. (eds.) *Ecology of soil seed banks,* pp. 309-328. Academic Press, Inc. San Diego, California.

Chambers, J. C. (1993) Seed and vegetation dynamics in an alpine herb field: effects of disturbance type. *Canadian Journal of Botany,* **71**: 471-485.

Chambers, J. C. y MacMahon, J. A. (1994) A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **25**: 263-292.

Champness, S. S. y Morris, K. (1948) The population of buried variable seeds in relation to contrasting pasture and soil types. *Journal of Ecology*, **36**: 149-173.

Chaneton, E. J. y Facelli, J. M. (1991) Disturbance effects on plant community diversity: spatial scales and dominance hierarchies. *Vegetatio*, **93**: 143-155.

Chippindale, H. G. y Milton, W. E. J. (1934) On the viable seeds present in the soil beneath pastures. *Journal of Ecology*, **22**: 508-531.

Cockburn, A. (1991) *An introduction to evolutionary ecology*. Blackwell Scientific Publications. Oxford.

Coffin, D. P. y Lauenroth, W. K. (1989) Disturbances and gap dynamics in a semiarid grassland: a landscape-level approach. *Landscape Ecology*, **3**: 19-27.

Collins, S. L. y Uno, G. E. (1985) Seed predation, seed dispersal, and disturbance in grasslands: a comment. *The American Naturalist*, **125**: 866-872.

Crawley, M. J. (1983) *Herbivory. The dynamics of animal-plant interactions*. Blackwell Scientific Publications. Oxford.

Crawley, M. J. (1986) The structure of plant communities. En: Crawley, M. J. (ed.) *Plant ecology*, pp. 1-50. Blackwell. Oxford.

Dalling, J. W. y Denslow, J. S. (1998) Soil seed bank composition along a forest chronosequence in seasonally moist tropical forest, Panama. *Journal of Vegetation Science*, **9**: 669-678.

Davies, A. y Waite, S. (1998) The persistence of calcareous grassland species in the soil seed bank under developing and stablished scrub. *Plant Ecology*, **136**: 27-39.

de Leeuw, J. y Bakker, J. P. (1986) Sheep-grazing with different foraging efficiencies in a Dutch mixed grassland. *Journal of Applied Ecology*, **23**: 781-793.

De Pablo, C. L.; Peco, B.; Galiano, E. F.; Nicolás, J. P. y Pineda, F. D. (1982) Space-time variability in mediterranean pastures analyzed with diversity parameters. *Vegetatio*, **50**: 113-125.

Dessaint, F.; Chadouef, R. y Barralis, G. (1991) Spatial pattern analysis of weed seeds in the cultivated soil seed bank. *Journal of Applied Ecology*, **28**: 721-730.

Dessaint, F.; Chadouef, R. y Barralis, G. (1997) Nine years' soil seed bank and weed vegetation relationships in an arable field without weed control. *Journal of Applied Ecology*, **34**: 123-130.

Díaz, M.; Campos, P. y Pulido, F. J. (1997) The Spanish dehesas: a diversity in land-use and wildlife. En: Pain, D. J. y Pienkowski, M. W. (eds.) *Farming and Birds in Europe,* pp. 178-209. Academic Press. San Diego, California.

Dinerstein E. (1989) The foliage-as-fruit hypothesis and the feeding behavior of South Asian ungulates. *Biotropica,* **21**: 214-218.

Donelan, M. y Thompson, K. (1980) Distribution of buried viable seeds along a successional series. *Biological Conservation,* **17**: 297-311.

Dutoit, T. y Alard, D. (1995) Permanent seed banks in chalk grasslands under various management regimes: their role in the restoration of species-rich plant communities. *Biodiversity and Conservation,* **4**: 939-950.

Ehrlén, J. y van Groenendael, J. M. (1998) The trade-off between dispersability and longevity - an important aspect of plant species diversity. *Applied Vegetation Science,* **1**: 29-36.

Ellner, S. y Shmida, A. (1981) Why are adaptations for long-range seed dispersal rare in desert plants? *Oecologia,* **51**: 133-144.

Eriksson, O. (1993) The species-pool hypothesis and plant community diversity. *Oikos,* **68**: 371-374.

Eriksson, O. y Ehrlén, J. (1992) Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations. *Oecologia,* **91**: 360-364.

Espigares, T. (1994) *Fluctuaciones en la dinámica de pastizales anuales mediterráneos: el papel de los factores meteorológicos en el momento de la regeneración.* Tesis doctoral. Inédita. Universidad Autónoma de Madrid.

Espigares, T. y Peco, B. (1993) Mediterranean pasture dynamics: the role of germination. *Journal of Vegetation Science,* **4**: 189-194.

Espigares, T. y Peco, B. (1995) Mediterranean annual pasture dynamics: impact of autumm drought. *Journal of Ecology,* **83**: 135-142.

Facelli, J. M.; León, R. J. C. y Deregibus, V. A. (1989) Community structure in grazed and ungrazed grassland sites in the flooding Pampa, Argentina. *The American Midland Naturalist,* **121**: 125-133.

Fenner, M. (1985) *Seed ecology.* Chapman & Hall. Londres.

Fenner, M. (ed.) (1992) *Seeds. The ecology of regeneration in plant communities.* CAB International. Wallingford.

Fernández Ales, R.; Laffarga, J. y Ortega, F. (1993) Strategies in Mediterranean grassland annuals in relation with stress and disturbance. *Journal of Vegetation Science,* **4**: 313-322.

Fernández Ales, R.; Ortega F. y Laffarga, J. (1989) Tipos morfológicos y funcionales en plantas de pastos anuales mediterráneos de la sierra norte de Sevilla. *Options Méditerraennes-Série Séminaires,* **3**: 19-23.

Fischer, V. S. F.; Poschlod, P. y Beinlich, B. (1995) Die Bedeutung der Wandershchäferi für den Artenaustausch zwischen isolierten Schaftriften (The importance of transhumance) *Beih. veröff. Naturschutz Landschaftspflege,* **83**: 229-256.

Fischer, S. F.; Poschlod, P. y Beinlich, B. (1996) Experimental studies on the dispersal of plants and animals on sheep in calcareous grasslands. *Journal of Applied Ecology,* **33**: 1206-1222.

Forcella, F. (1992.) Prediction of weed seedling densities from buried seeds reserves. *Weed Research,* **32**: 29-38.

Fuhlendorf, S. D. y Smeins, F. E. (1997) Long-term vegetation dynamics mediated by herbivores, weather and fire in a *Juniperus-Quercus* savanna. *Journal of Vegetation Science,* **8**: 819-828.

Garcia-Fayos, P.; Recatalá, T. M.; Cerdá, A. y Calvo, A. (1995) Seed population dynamics on badland slopes in SE Spain. *Journal of Vegetation Science,* **6**: 691-696.

García-González, R.; Gómez-García, D. y Aldezábal, A. (1998) Resultados de seis años de exclusión del pastoreo sobre la estructura de comunidades del *Bromion erecti* y *Nardion strictae* en el P.N. de Ordesa y Monte Perdido. En: *Actas de la XXXVIII Reunión Científica de la Sociedad Española para el Estudio de los Pastos,* pp. 55-59. Soria.

Gardener, C. J. (1993) The colonization of a tropical grassland by *Stylosanthes* from seed transported in cattle faeces. *Australian Journal of Agricultural Research,* **44**: 299-315.

Gardener, the late C. J.; McIvor, J. G. y Jansen, A. (1993) Survival of seeds of tropical grassland species subjected to bovine digestion. *Journal of Applied Ecology,* **30**: 75-85.

Gigon, A. y Leutert, A. (1996) The dynamic keyhole-key model of coexistence to explain diversity of plants in limestone and other grasslands. *Journal of Vegetation Science,* **7**: 29-40.

Goldberg, D. E. y Miller, T. E. (1990) Effects of different resource additions on species diversity in an annual plant community. *Ecology,* **71**: 213-225.

González Bernáldez, F. (1997) *Gramíneas pratenses de Madrid (2ª edicion).* Consejería de M.A. y Desarrollo Regional. C.A.M. Madrid.

Greene, D. F. y Johnson, E. A. (1986) Dispersal capacity and seed production in anemochorous plants. *Oecologia (Berlin),* **68**: 629-631.

Greene, D. F. y Johnson, E. A. (1990) The aerodynamics of plumed seeds. *Functional Ecology,* **4**: 117-125.

Grime, J. P. (1973) Control of species density in herbaceous vegetation. *Journal of Environmental Management,* **1**: 151-167.

Grime, J.P.; Hodgson, J.G. y Hunt, R. (1988) *Comparative Plant Ecology: a functional approach to common British species.* Unwin Hyman Ltd. London.

Gross, K. L. (1990) A comparision of methods for estimating seed numbers in the soil. *Journal of Ecology,* **78**: 1079-1093.

Grubb, K.L. (1977) The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, **52**: 107-145.

Grubb, P. J. (1985) Plant populations and vegetation in relation to habitat, disturbance and competition: problems of generalization. En: White J. (ed.) *The population structure of vegetation,* pp. 595-621.

Grubb, P. J. (1988) The uncoupling of disturbance and recruitment, two kinds of seed bank, and persistance of plant populations at the regional and local scales. *Annual of Zoology Fennici,* **25**: 23-36.

Guitián, J. y Sánchez, J. M. (1992) Seed dispersal spectra of plant communities in the Iberian Peninsula. *Vegetatio,* **98**: 157-164.

Harper, J. L. (1969) The role of predation in vegetational diversity. Diversity and stability in ecological systems. *Brookhaven Symposia in Biology,* **22**: 48-62.

Harper, J. L. (1977) *Population biology of plants.* Academic Press. London.

Harper, J. L.; Williams, J. T. y Sager, G. R. (1965) The behaviour of seeds in soil. I. The heterogeneity of soil surface and its role in determining the establishment of plants from seed. *Journal of Ecology,* **53**: 273-286.

Henderson, C. B.; Petersen, K. E. y Redak, R. A. (1988) Spatial and temporal patterns in the seed bank and vegetation of a desert grassland community. *Journal of Ecology,* **76**: 717-728.

Hensen, I. y Müller, C. (1997) Experimental and structural investigations of anemochorous dispersal. *Plant Ecology,* **733**: 169-180.

Herrera, C. M. (1982) Grasses, grazers, mutualism, and coevolution: a comment. *Oikos,* **38**: 254-258.

Herrera, J. (1991) Herbivory, seed dispersal and the distribution of a ruderal plant living in a natural habitat. *Oikos,* **62**: 209-215.

Herrera, J. (1997) Effects of disturbance on the reproductive potential of *Lavandula stoechas*, a Mediterranean sclerophyllus shrub. *Ecography,* **20**: 88-95.

Hill, M. O. (1973) Diversity and evenness: an unifying notation and its consequences. *Ecology,* **54**: 427-432.

Hobbs, R. J. y Mooney, H. A. (1985) Community and population dynamics of serpentine grassland annuals in relation to gopher disturbances. *Oecologia (Berlin),* **67**: 342-351.

Hobbs, R. J. y Mooney, H. A. (1986) Community changes following shrub invasion of grassland. *Oecologia (Berlin),* **70**: 508-513.

Holzapfel, C.; Schmidt, W. y Shmida, A. (1993) The role of seed bank and seed rain in the recolonization of disturbed sites along an aridity gradient. *Phytocoenologia,* **23**: 561-580.

Houlé, G. y Phillips, D. L. (1989) Seed availability and biotic interactions in granite outcrop plant communities. *Ecology,* **70**: 1307-1316.

Howe, H. F. y Smallwood, J. (1982) Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics,* **13**: 201-228.

Huston, M. (1979) A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist,* **113**: 81-101.

Hutchings, M. J. y Booth, K. D. (1996) Studies on the feasibility of re-creating chalk grassland vegetation on ex-arable land. II. Germination and early survivorship of seedlings under different management regimes. *Journal of Applied Ecology,* **33**: 1182-1190.

Jackel, A. K. y Poschlod, P. (1994) Diaspore production and the influence of the size of diaspore traps on the quantitative result of seasonal diaspore rain in two calcareous grassland sites. *Ber. Inst. Landschafts- Pflanzenokölogie Univ. Hohenheim,* **3**: 123-132.

Jackel, A. K. y Poschlod, P. (1996) Why are some plant species of fragmented continental dry grassland frequent and some rare? En: Settele, J.; Margules, C. R.; Poschlod, P. y Henle, K. (eds.) *Species survival in fragmentes landscapes,* pp. 194-203. Kluwer Academic Publishers. The Netherlands.

Jankowska-Blaszczuk, M.; Kwiatkowska, A. J.; Panufnik, D. y Tanner, E. (1998) The size and diversity of the soil seed banks and the light requirements of the species in sunny and shady communities of the Bialowieza Primeval Forest. *Plant Ecology,* **136**: 105-118.

Janzen, D. H. (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist,* **104**: 501-528.

Janzen, D. H. (1971) Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics,* **2**: 465-492.

Janzen, D. H. (1981) *Enterolobium cyclocarpum* seed passage rate and survival in horses, Costa Rican Pleistocene seed dispersal agents. *Ecology,* **62**: 593-601.

Janzen , D. H. (1982a) Differential seed survival and passage rates in cows and horses, surrogate Pleistocen dispersal agents. *Oikos,* **38**: 150-156.

Janzen, D. H. (1982b) How and why horses open *Crescentia alata* fruits. *Biotropica,* **14**: 149-152.

Janzen, D. H. (1982c) Removal of seeds from horse dung by tropical rodents: influence of habitat and amount of dung. *Ecology,* **63**: 1887-1900.

Janzen, D. H. (1983) The dispersal of small seeds by vertebrate guts. En: Futuyma, D. J. and Slatkin, M. (eds.) *Coevolution,* pp. 232-262. Sinauer Ass. Sunderland, Massachussets.

Janzen, D. H. (1984) Dispersal of small seeds by big herbivores: foliage is the fruit. *The American Naturalist,* **123**: 338-353.

Johnson, R. G. and Anderson, R. C. (1986) The seed bank of a tall-grass prairie in Illinois. *The American Midland Naturalist,* **115**: 123-130.

Junttila, O. (1988) To be or not to be dormant: some comments on the new dormancy nomenclature. *Hortscience,* **23**: 805-806.

Jutila Erkkilä, H. M. (1998) Seed banks of grazed and ungrazed Baltic seashore meadows. *Journal of Vegetation Science,* **9**: 395-408.

Kalamees, R. y Zobel, M. (1997) The seed bank in an estonian calcareous grassland: comparison of different successional stages. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica,* **32**: 1-14.

Kemp, P. R. (1989) Seed banks and vegetation processes in deserts. En: Leck, M. A.; Parker, V. T. y Simpson, R. L. (eds.) *Ecology of soil seed banks,* pp. 257-281. Academic Press, Inc. San Diego, California.

Kershaw, K. A. (1973) *Quantitative and dynamic plant ecology*. Edward Arnold. Londres.

Kiefer, S. y Poschlod, P. (1996) *Restoration of fallow or afforested calcareous grasslands by clear-cutting*. En: Settele, J.; Margules, C.R.; Poschlod, P. y Henle, K. (eds.) *Species survival in fragmented landscapes*, pp. 209-218. Kluwer Academic Publishers. The Netherlands

Kirkham, F. W. y Kent, M. (1997) Soil seed bank composition in relation to the above-ground vegetation in fertilized and unfertilized hay meadows on a Somerset peat moor. *Journal of Applied Ecology,* **34**: 889-902.

Kiviniemi, K. (1996) A study of adhesive seed dispersal of three species under natural conditions. *Acta Botanica Neerlandica,* **45**: 73-83.

Kollman, J. y Pirl, M. (1995) Spatial pattern of seed rain of fleshy-fruited plants in a scrubland-grassland transition. *Acta Oecologica,* **16**: 313-329.

Kollmann, J. y Goetze, D. (1998) Notes on seed traps in terrestrial plant communities. *Flora,* **193**: 31-40.

Krópac, Z. (1966) Estimation of weed seeds in arable soil. *Pedobiologia,* **6**: 105-128.

Lang, G. A.; Early, J. D.; Martin, G. C. y Darnell, R. L. (1987) Endo-, para-, and ecodormancy: physiological terminology and classification for dormancy research. *Hortscience,* **22**: 371-377.

Lavorel, S.; Lebreton, J. D.; Debussche, M. y Lepart, J. (1991) Nested spatial patterns in seed bank and vegetation of Mediterranean old-fields. *Journal of Vegetation Science,* **2**: 367-376.

Lavorel, S. y Lebreton, J. D. (1992) Evidence for lottery recruitment in Mediterranean old-fields. *Journal of Vegetation Science,* **3**: 91-100.

Lavorel, S.; Lepart, J.; Debussche, M.; Lebreton, J. D. y Beffy, J.-L. (1994) Small scale disturbances and the maintenance of species diversity in Mediterranean old fields. *Oikos,* **70**: 455-473.

Lavorel, S.; Gardner, R. H. y O'Neill, R. V. (1995) Dispersal of annual plants in hierchically structured landscapes. *Landscape Ecology,* **10**: 277-289.

Leck, M. A.; Parker, V. T. y Simpson, R. L. (eds.) (1989) *Ecology of soil seed banks.* San Diego. Academic Press, Inc.

Lee, P. C. (1993) The effect of seed dispersal limitations on the spatial distribution of a gap species, seaside goldenrod (*Solidago sempervirens*) *Canadian Journal of Botany,* **71**: 978-984.

Leiva, M. J.; Chapin, F. S. y Fernández Alés. R. (1997) Differences in species composition and diversity among Mediterranean grasslands with different history - the case of California and Spain. *Ecography,* **20**: 97-106.

Leps, J. y Štursa, J. (1989) Species-area curve, life history strategies, and succession: a field test of relationships. *Vegetatio,* **83**: 249-257.

Levassor, C.; Ortega, M. y Peco, B. (1990) Seed banks dynamics of Mediterranean pastures subjected to mechanical disturbance. *Journal of Vegetation Science,* **1**: 339-344.

Levin, D. A. (1990) The seed bank as a source of genetic novelty in plants. *The American Naturalist,* **135**: 563-572.

Looney, P. B. y Gibson, D. J. (1995) The relationship between the soil seed bank and above-ground vegetation of a coastal barrier island. *Journal of Vegetation Science,* **6**: 825-836.

Louda, S. M. (1989) Predation in the dynamics of seed regeneration. En: Leck, M. A.; Parker, V. T. y Simpson, R. L. (eds.) *Ecology of soil seed banks,* pp. 25-51. Academic Press, Inc. San Diego.

Louda, S. M.; Keeler, K. H. y Holt, R. D. (1990) Herbivore influences on plant performance and competitive interactions. En: Grace, J. B. y Tilman, D. (eds.) *Perspectives on plant competition,* pp. 413-444. Academic Press, Inc. San Diego, California.

Major, J. y Pyott, W. T. (1966) Buried viable seeds in two California bunchgrass sites and their bearing on the definition of a flora. *Vegetatio,* **13**: 253-282.

Malo, J. E. (1995) *La endozoocoria por mamíferos herbívoros en una dehesa de la Península Ibérica.* Tesis doctoral. Inédita. Universidad Autónoma de Madrid.

Malo, J. E. (1999a) Dispersal of seeds by mammalian herbivores. En: Ylönen, H.; Henttonen, H.; Laajalahti, P. y Niemimaa, J. (eds.) *3rd European Congress of Mammology*, pp. 164. Jyväskyla, Finland.

Malo, J. E. (1999b) Hardseededness and the accuracy of soil seed bank estimates obtained through germination. En: *VII European Ecological Congress. The European dimension in Ecology. Perspectives and Challenges por the 21st* century, pp. 228. Halkidiki, Grecia.

Malo, J. E. y Suárez, F. (1994) Dispersión endozoócora por el gamo (*Dama dama*, L.) e introducción de especies con el pastoreo. *Pastos,* **24**: 47-56.

Malo, J. E.; Jiménez, B. y Suárez, F. (1995) Seed bank build-up in small disturbances in a Mediterranean pasture: the contribution of endozoochorous dispersal by rabbits. *Ecography,* **18**: 73-82.

Malo, J. E. y Suárez, F. (1995a) Cattle dung and the fate of *Biserrula pelecinus*, L. (Leguminosae) in a Mediterranean pasture: seed dispersal, germination and recruitment. *Botanical Journal of Linnaean Society,* **118**: 139-148.

Malo, J. E. y Suárez, F. (1995b) Establishment of pasture species on cattle dung: the role of endozoochorous seeds. *Journal of Vegetation Science,* **6**: 169-174.

Malo, J. E. y Suárez, F. (1995c) Herbivorous mammals as seed dispersers in a Mediterranean dehesa. *Oecologia,* **104**: 246-255.

Malo, J. E. y Levassor, C. (1996) Efecto de la cobertura de Poa bulbosa sobre la riqueza específica a pequeña escala de un majadal. En: *Actas de la XXXVI Reunión Científica de la Sociedad Española para el Estudio de los Pastos,* pp. 139-144. La Rioja.

Malo, J. E. y Suárez, F. (1996a) *Cistus ladanifer* recruitment - not only fire, but also deer. *Acta Oecologica,* **17**: 55-60.

Malo, J. E. y Suárez, F. (1996b) New insights into pasture diversity: the consequences of seed dispersal in herbivore dung. *Biodiversity Letters,* **3**: 54-57.

Malo, J. E. y Suárez, F. (1997) Dispersal mechanism and transcontinental naturalization proneness among Mediterranean herbaceous species. *Journal of Biogeography,* **24**: 391-394.

Manders, P. T. (1990) Soil seed banks and post-fire seed deposition across a forest-fynbos ecotone in the cape Province. *Journal of Vegetation Science,* **1**: 491-498.

Marañón, T. (1985a) Reserva de semillas en el suelo de una dehesa en Sierra Morena: Relación con la vegetación. *Anales de Edafología y Agrobiología,* **44**: 1805-1816.

Marañón, T. (1985b) Diversidad florística y heterogeneidad ambiental en una dehesa de Sierra Morena. *Anales de Edafología y Agrobiología,* **44**: 1183-1197.

Marañón, T. (1986) Plant species richness and canopy effects in the savanna-like Dehesa of SW Spain. *Ecologia Mediterranée,* **12**: 131-141.

Marañón, T. (1995) Ecología de los bancos de semillas en el suelo: Una revisión de estudios españoles. *Pastos,* **25**: 3-25.

Marañón, T. (1998) Soil seed bank and community dynamics in an annual-dominated Mediterranean salt-marsh. *Journal of Vegetation Science,* **9**: 371-378.

Marañón, T. y Bartolome, J. W. (1989) Seed and seedling populations in two contrasted communities: open grassland and oak (*Quercus agrifolia*) understory in California. *Acta Oecologica,* **10**: 147-158.

Marañón, T. y Grubb, P. J. (1993) Physiological basis and ecological significance of the seed size and relative growth rate relationship in Mediterranean annuals. *Functional Ecology,* **7**: 591-599.

Mariño, A. L.; de Luis, E.; Fillat, F. y Bermúdez, F. F. (1998) Efectos del manejo sobre la vegetación establecida y potencial en prados de montaña. En: *Actas de la XXXVIII Reunión Científica de la Sociedad Española para el Estudio de los Pastos,* pp. 97-100. Soria.

Maron, J. L. y Simms, E. L. (1997) Effect of seed predation on seed bank size and seedling recruitment of bush lupine (*Lupinus arboreus*) *Oecologia,* **111**: 76-83.

Maschinski, J. y Whitham, T. G. (1989) The continuum of plant responses to herbivory: the influence of plant association, nutrient availability, and timing. *The American Naturalist,* **134**: 1-19.

Matlack, G. R. (1987) Diaspore size, shape, and fall behavior in wind-dispersed plant species. *American Journal of Botany,* **74**: 1150-1160.

McDonald, A. W. (1993) The role of seed bank and sown seeds in the restoration of an English flood meadow. *Journal of Vegetation Science,* **4**: 395-400.

McDonald, A. W.; Bakker, J. P. y Vegelin, K. (1996) Seed bank classification and its importance for the restoration of species-rich flood-meadows. *Journal of Vegetation Science,* **7**: 157-164.

McGraw, J. B. y Vavreck, M. C. (1989) The role of buried viable seeds in arctic and alpine plant communities. En: Leck, M. A.; Parker, V. T. y Simpson, R. L. (eds.) *Ecology of soil seed banks,* pp. 91-105. Academic Press, Inc. San Diego, California.

McIntyre, S.; Lavorel, S. y Tremont, R. M. (1995) Plant life-history attributes: their relationship to disturbance response in herbaceous vegetation. *Journal of Ecology,* **83**: 31-44.

Milberg, P. (1995) Soil seed bank after eighteen years of succession from grassland to forest. *Oikos,* **72**: 3-13.

Milberg, P. y Hansson, M. L. (1994) Soil seed bank and species turnover in a limestone grassland. *Journal of Vegetation Science,* **5**: 35-42.

Milchunas, D. G. y Lauenroth, W. K. (1993) Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs,* **63**: 327-366.

Milchunas, D. G.; Sala, O. E. y Lauenroth, W. K. (1988) A generalised model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *American Naturalist,* **132**: 87-106.

Milchunas, D. G.; Lauenroth, W. K.; Chapman, P. L. y Kazempour, M. K. (1989) Effects of grazing, topography and precipitation on the structure of a semiarid grassland. *Vegetatio,* **80**: 11-23.

Milchunas, D. G.; Lauenroth, W. K.; Chapman, P. L. y Kazempour, K. (1990) Community attributes along a perturbation gradient in a shortgrass steppe. *Journal of Vegetation Science,* **1**: 375-384.

Milton, S. J.; Siegfried, W. R. y Dean, W. R. J. (1990) The distribution of epizoochoric plant species: a clue to the prehistoric use of arid Karoo rangelands by large herbivores. *Journal of Biogeography,* **17**: 25-34.

Milton, W. E. J. (1939) The ocurrence of buried viable seeds in soils at different elevations and in a salt marsh. *Journal of Ecology,* **27**: 149-159.

Molinillo, M. F. y Farji Brener, A. G. (1993) Technical note: Cattle as a dispersal agent of *Acaena elongata* (Rosaceae) in the cordillera of Mérida, Venezuela. *Journal of Range Management,* **46**: 557-561.

Montalvo, J.; Casado, M. A.; Levassor, C. y Pineda, F. D (1991) Adaptations of ecological systems: compositional patterns of species and morphological and functional traits. *Journal of Vegetation Science,* **2**: 655-666.

Montalvo, J.; Casado, M. A.; Levassor, C. y Pineda, F. D. (1993) Species diversity patterns in Mediterranean grasslands. *Journal of Vegetation Science,* **4**: 213-222.

Montoya Oliver, J. M.; Mesón García, M. L. y Ruiz del Castillo, J. (1988) *Una dehesa testigo. La dehesa de Moncalvillo.* ICONA. Madrid.

Montserrat, P. y Fillat, F. (1991) The systems of grassland management in Spain. En: Breymeyer, A. (ed.) *Managed Grasslands,* pp. 37-70. Elsevier. Amsterdam.

Moore, J. M. y Wein, R. W. (1977) Viable seed populations by soil depth and potential site recolonization after disturbance. *Canadian Journal of Botany,* **55**: 2408-2412.

Morgan, J. W. (1999) Effects of population size on seed production and germinability in an endangered, fragmented grassland plant. *Conservation Biology,* **13**: 266-273.

Mori, S. A. y Brown, J. L. (1994) Report on wind dispersal in a lowland moist forest in central French Guiana. *Brittonia,* **46**: 105-125.

Mori, S. A. y Brown, J. L. (1998) Epizoochorous dispersal by barbs, hooks, and spines in a lowland moist forest in central French Guiana. *Brittonia,* **50**: 165-173.

Naveh, Z. (1974) The ecological management of non-arable Mediterranean uplands. *Journal of Environmental Management,* **2**: 351-371.

Naveh, Z. y Whittaker, R. H. (1979) Structural and floristic diversity of shrublands and woodlands in northern Israel and other Mediterranean areas. *Vegetatio,* **41**: 171-190.

Noy-Meir, I. (1990) The effect of grazing on the abundance of wild wheat, barley and oat in Israel. *Biological Conservation,* **51**: 599-310.

Noy-Meir, I. (1998) Effects of grazing on Mediterranean grasslands: the community level. En: Papanastasis, V. P. y Peter, D. (eds.) *Ecological basis of livestock grazing in mediterranean ecosystems,* pp. 27-39. European Commision. Science, Research and Development. Luxemburgo.

Noy-Meir, I.; Gutman, M. y Kaplan, Y. (1989) Responses of Mediterranean grassland plants to grazing and protection. *Journal of Ecology,* **77**: 290-310.

O'Connor, T. G. (1991) Local extinction in perennial grasses: a life-history approach. *American Naturalist,* **137**: 753-773.

O'Connor, T. G. y Pickett, G. A. (1992) The influence of grazing on seed production and seed banks of some African savanna grasslands. *Journal of Applied Ecology,* **29**: 247-260.

O'Hara, B. y Weisser, W. (1999) The evolutionary ecology of dispersal. *Trends in Ecology and Evolution,* **14**: 88-90.

Oesterheld, M. y Sala, O. E. (1990) Effects of grazing on seedling establishment: the role of seed and safe-site availability. *Journal of Vegetation Science,* **1**: 353-358.

Olson, B. E.; Roseann, T. W. y Kott, R. W. (1997) Recovery of leafy spurge seed from sheep. *Journal of Range Management,* **50**: 10-15.

Ortega, M. (1994) *Papel de los bancos de semillas en pastizales mediterráneos: variabilidad espacio-temporal y respuestas al abandono del pastoreo.* Tesis Doctoral. Inédita. Universidad Autónoma de Madrid.

Ortega, M.; Levassor, C. y Peco, B. (1997) Seasonal dynamics of Mediterranean pasture seed banks along environmental gradients. *Journal of Biogeography,* **24**: 177-195.

Owen, D. F. (1980) How plants may benefit from the animals that eat them. *Oikos,* **35**: 230-235.

Owen, D. F. y Wiegert, R. G. (1981) Mutualism between grasses and grazers: an evolutionary hypothesis. *Oikos,* **36**: 376-378.

Owen, D. F. y Wiegert, R. G. (1982) Grasses and grazers: is there a mutualism? *Oikos,* **38**: 258-259.

Pagnotta, M. A.; Snaydon, R. W. y Cocks, P. S. (1997) The effects of environmental factors on components and attributes of a Mediterranean grassland. *Journal of Applied Ecology,* **34**: 29-42.

Paige, K. N. y Whitman, T. G. (1987) Overcompensation in response to mammalian herbivory: the advantage of being eaten. *American Naturalist,* **129**: 407-416.

Papanastasis, V. P. (1998) Livestock grazing in Mediterranean ecosystems: an historical and policy perspective. En: Papanastasis, V. P. y Peter, D. (eds.) *Ecological basis of livestock grazing in mediterranean ecosystems,* pp. 5-9. European Commision. Science, Research and Development. Luxemburgo.

Papanastasis, V. P. and Peter, D. (eds.) (1998). *Ecological basis of livestock grazing in mediterranean ecosystems.* Luxemburgo. European Commision. Science, Research and Development.

Parker, V.T. y Kelly, R.V. (1989) Seed banks in California chaparral and other Mediterranean climate shrublands. En: Leck, M. A.; Parker, V. T. y Simpson, R. L. (eds.) *Ecology of soil seed banks,* pp. 231-255. Academic Press, Inc. San Diego, California.

Parker, V. T.; Simpson, R. L. y Leck, M. A. (1989) Pattern and proccess in the dynamics of seed banks. En: Leck, M. A.; Parker, V. T. y Simpson, R. L. (eds.) *Ecology of soil seed banks,* pp. 367-384. Academic Press, Inc. San Diego, California.

Pärtel, M.; Zobel, M.; Zobel, K. y van der Maarel, E. (1996) The species pool and its relation to species richness - evidence from Estonian plant communities. *Oikos,* **75**: 111-117.

Peart, D. R. (1989a) Species interactions in a successional grassland I: seed rain and seedling recruitment. *Journal of Ecology,* **77**: 236-251.

Peart, D. R. (1989b) Species interactions in a successional grassland. II. Colonization of vegetated sites. *Journal of Ecology,* **77**: 252-266.

Peco, B. (1989) Modelling Mediterranean pasture dynamics. *Vegetatio,* **83**: 269-276.

Peco, B.; Levassor, C.; Casado, M. A.; Galiano, E. F. y Pineda, F. D. (1983a) Influences météorologiques et géomorfologiques sur la succession de pâturages. *Ecologia Mediterranée,* **9**: 63-76.

Peco, B.; Levassor, C. y Pineda, F. D. (1983b) Diversité et structure spatiale de pâturages méditerranéens en cours de succession. *Ecologia Mediterranée,* **9**: 223-234.

Peco, B.; Ortega, M. y Levassor, C. (1991) Seed banks species of a mechanically disturbed Mediterranean pasture. En: *RAVERA: Terrestrial and aquatic ecosystems: perturbation and recovery,* pp. Ellis Horwood Limited.

Peco, B.; Suárez, F.; Jiménez, B.; Herranz, J.; Malo, J. y Levassor, C. (1993) *Recomendaciones para la gestión y conservación del medio natural frente a los cambios de uso relacionados con la Política Agraria Comunitaria.* Informe Técnico. ICONA. Madrid.

Peco, B.; Espigares, T. y Levassor, C. (1998a) Trends and fluctuations in species abundance and richness in Mediterranean annual pastures. *Applied Vegetation Science,* **1**: 21-28.

Peco, B.; Ortega, M. y Levassor, C. (1998b) Similarity between seed bank and vegetation in Mediterranean grassland: a predictive model. *Journal of Vegetation Science,* **9**: 815-828.

Peet, R. K. (1974) The measurement of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics,* **5**: 295-307.

Pickett, S. T. A. y McDonell, M. J. (1989) Seed banks dynamics in temperate deciduous forest. En: Leck, M. A.; Parker, V. T. y Simpson, R. L. (eds.) *Ecology of soil seed banks,* pp. 123-147. Academic Press, Inc. San Diego, California.

Pierce, S. M. y Cowling, R. M. (1991) Distrubance regimes as determinants of seed banks in coastal dune vegetation of the southeastern Cape. *Journal of Vegetation Science,* **2**: 403-412.

Pineda, F. D.; Nicolás, J. P.; Pou, A. y Galiano, E. F. (1981a) Ecological succession in oligotrophic pastures of Central Spain. *Vegetatio,* **44**: 165-175.

Pineda, F. D.; Nicolás, J. P.; Ruiz, M.; Peco, B. y González Bernáldez, F. (1981b) Succession, diversité et amplitud de niche dans les pâturages du centre de la Péninsule Ibérique. *Vegetatio,* **47**: 267-277.

Pirintsos, S. A.; Loppi. S.; Dalaka, A. y De Dominicis, V. (1998) Effects of grazing on epiphitic lichen vegetation in a Mediterranean mixed evergreen sclerophyllous and deciduous shrubland (northern Greece) *Israel Journal of Plant Sciences,* **46**: 303-307.

Poiani, K. A. y Johnson, W. C. (1988) Evaluation of the emergence method in estimating seed bank composition of prairie wetlands. *Aquatic Botany,* **32**: 91-97.

Poschlod, P. y Jackel, A. K. (1993) Untersuchungen zur Dynamik von generativen Diasporenbank von Samenpflanzen in Kalkmagerrasen. I. Jahreszitliche Dynamik des Diasporenregens und der Diasporenbank auf zwei Kalkmagerrasenstandorten der Schwäbischen Alb. *Flora*, **188**: 49-71.

Poschlod, P. y Bonn, S. (1998) Changing dispersal processes in the central European landscape since the last ice age: an explanation for the actual decrease of plant species richness in different habitats? *Acta Botanica Neerlandica,* **47**: 27-44.

Poschlod, P.; Bakker, J. P.; Bonn, S. y Fischer, S. (1996) Dispersal of plants in fragmented landscapes. En: Settle, J.; Margules, C. R.; Poschlod, P. y Henle, K. (eds.) *Species Survival in Fragmented Landscapes,* pp. 123-127. Kluwer Academic Publishers. The Netherlands.

Poschlod, P.; Kiefer, S.; Tränkle, U.; Fischer, S. y Bonn, S. (1998) Plant species richness in calcareous grasslands as affected by dispersability in space and time. *Applied Vegetation Science,* **1**: 75-90.

Povey, F. D.; Smith, H. y Watt, T. A. (1993) Predation of annual grass weed seeds in arable field margins. *Annual of Applied Biology,* **122**: 323-328.

Primack, R. B. y Miao, S. L. (1992) Dispersal can limit local plant distribution. *Conservation Biology,* **6**: 513-519.

Proulx, M. y Mazumder, A. (1998) Reversal of grazing impact on plant species richness in nutrient-poor vs. nutrient-rich ecosystems. *Ecology,* **79**: 2581-2592.

Puerto, A.; Rico, M.; Matías, M. D. y García, J. A. (1990) Variation in structure and diversity in Mediterranean grasslands related to trophic status and grazing intensity. *Journal of Vegetation Science,* **1**: 445-452.

Quinn, J. A.; Mowrey, D. P.; Emanuele, S. M. y Whalley, R. D. B. (1994) The "foliage is the fruit" hypothesis: *Buchloe dactyloides* (Poaceae) and the shortgrass prairie of North America. *American Journal of Botany,* **81**: 1545-1554.

Rabinowitz, D. (1981) Buried viable seeds in a North American tall-grass prairie: the resemblance of their abundance and composition to dispersing seeds. *Oikos,* **36**: 191-195.

Rabinowitz, D. y Rapp, J. K. (1980) Seed rain in a North American tallgrass prairie. *Journal of Applied Ecology,* **17**: 793-802.

Rabinowitz, D. y Rapp, J. K. (1981) Dispersal abilities of several sparse and common grasses from a Missouri prairie. *American Journal of Botany,* **68**: 616-624.

Redbo-Torstensson, P. y Telenius, A. (1995) Primary and secondary seed dispersal by wind and water in *Spergularia salina. Ecography,* **18**: 230-237.

Reiné, R. y Chocarro, C. (1993) Relación entre el banco de semillas del suelo y la vegetación aérea en una comunidad pratense del Pirineo Central. *Pastos,* **23**: 89-100.

Rice, K. J. (1989) Impacts of seed banks on grassland community structure and population dynamics. En: Leck, M. A.; Parker, V. T. y Simpson, R. L. (eds.) *Ecology of soil seed banks,* pp. 211-230. Academic Press, Inc. San Diego, California.

Ridley, H. N. (1930 (reprint 1990)) *The dispersal of plants throughout the world.* Ashford, Reino Unido. L. Reeve & Co.

Rivas-Goday, S. y Rivas-Martínez, S. (1963) *Estudio y clasificación de los pastizales españoles.* Publicaciones del Ministerio de Agricultura. Madrid.

Rivas-Martínez, S. (1987) *Mapa de las series de vegetación de España y memoria.* ICONA, Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid.

Roberts, H. A. (1981) Seed banks in soil. *Advances in Applied Biology,* **6**: 1-55.

Roberts. H.A. (1986) Seed persistence in soil and seasonal emergence in plant species from different habitats. *Journal of Applied Ecology,* **23**: 639-656.

Roberts, H. A. y Feast, P. M. (1973) Emergence and longevity of seeds of annual weeds in cultivated and undisturbed soil. *Journal of Applied Ecology,* **10**: 133-143.

Roig, S.; San Miguel, A. y Sánchez-Palomares, O. (1998) Efecto del pastoreo sobre parámetros edáficos en parejas de pastizales naturales con idénticas condiciones ecológicas. En: *Actas de la XXXVIII Reunión Científica de la Sociedad Española para el Estudio de los Pastos,* pp. 51-54. Soria.

Rusch, G. y van der Maarel, E. (1992) Species turnover and seedling recruitment in limestone grasslands. *Oikos,* **63**: 139-146.

Russi, L.; Cocks, P. S. y Roberts, E. H. (1992) Seed bank dynamics in a Mediterranean grassland. *Journal of Applied Ecology,* **29**: 763-771.

Schott, G. W. (1995) A seed trap for monitoring the seed rain in terrestrial communities. *Canadian Journal of Botany,* **73**: 794-796.

Shmida, A. y Ellner, S. (1983) Seed dispersal on pastoral grazers in open Mediterranean Chaparral, Israel. *Israel Journal of Botany,* **32**: 147-159.

Siegel, S. y Castellan, N. J. (1995) *Estadística no paramétrica.* Trillas. Mexico.

Simpson, R. L.; Leck, M. A. y Parker, V. T. (1989) Seed banks: general concepts and methodological issues. En: Leck, M. A.; Parker, V. T. y Simpson, R. L. (eds.) *Ecology of soil seed banks,* pp. 3-8. Academic Press, Inc. San Diego California.

Sokal, R. R. y Rohlf, F. J. (1979) *Biometría. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica*. H. Blume Ediciones. Madrid.

Sorensen, A. E. (1986) Seed dispersal by adhesion. *Annual Review of Ecology and Systematics,* **17**: 443-463.

Sousa, W. P. (1984) The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics,* **15**: 353-391.

StatSoft, Inc. (1995) *STATISTICA for Windows (Computer program manual)*. StatSoft, Inc. Tulsa, Oklahoma.

Sterling, A.; Peco, B.; Casado, M. A.; Galiano, E. F. y Pineda, F. D. (1983) Influence of microtopography on floristic variation in the ecological succession in grassland. *Oikos,* **42**: 334-342.

Stevens, M. H. H. y Carson, W. P. (1999) Plant density determines species richness along an experimental gradient. *Ecology,* **80**: 455-465.

Stiles, E. W. (1992) Animals as seed dispersers. En: Fenner, M. (ed.) *Seeds. The ecology of regeneration in plant communities,* pp. 87-104. CAB International. Wallingford (U.K.)

Strasburger, E. (1986) *Tratado de Botánica. 7ª edición*. Editorial Marín. Barcelona.

Strykstra, R. J., Bekker, R. M., and Bakker, J. P. (1998a). Assesment of dispersule availability: its practical use in restoration management. *Acta Botanica Neerlandica,* **47**: 57-70.

Strykstra, R. J.; Pegtel, D. M. y Bergsma, A. (1998b) Dispersal distance and achene quality of the rare anemochorous species *Arnica montana* L.: Implications for conservation. *Acta Botanica Neerlandica,* **47**: 45-56.

SYSTAT, Inc. (1992) *SYSTAT for Windows: Statistics (version 5 edition)*. SYSTAT, Inc. Evantson, Illinois.

ter Heerdt, G. N. J.; Verweij, G. L.; Bekker, R. M. y Bakker, J. P. (1996) An improved method for seed-bank analysis: seedling emergence after removing the soil by sieving. *Functional Ecology,* **10**: 144-151.

Thompson, K. (1978) The ocurrence of buried viable seeds in relation to environmental gradients. *Journal of Biogeography,* **5**: 425-430.

Thompson, K. (1986) Small-scale heterogeneity in the seed bank of an acidic grassland. *Journal of Ecology,* **74**: 733-738.

Thompson, K. (1992) The functional ecology of seed banks. En: Fenner, M. (ed.) *Seeds. The ecology of regeneration in plant communities,* pp. 231-258. CAB International. Wallingford.

Thompson, K. (1993) Seed persistence in soil. En: Hendry, G. A. F. y Grime, J. P. (eds.) *Methods in comparative plant ecology,* pp. 199-202. Chapman and Hall. London.

Thompson, K. y Grime, J. P. (1979) Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology,* **67**: 893-921.

Thompson, K.; Bond, S. R. y Hodgson, J. G. (1993) Seed size and shape predict persistence in soil. *Functional Ecology,* **7**: 236-241.

Thompson, K.; Green, A. y Jewels, A. M. (1994) Seeds in soil and worm costs from a neutral grassland. *Functional Ecology,* **8**: 29-35.

Thompson, K.; Bakker, J. P. y Bekker, R. M. (1997) *The soil seed banks of North West Europe: methodology, density and longevity.* Cambridge. University Press. Cambridge.

Thompson, K.; Bakker, J. P.; Bekker, R. M. y Hodgson, J. G. (1998) Ecological correlates of seed persistance in soil in the north-west European flora. *Journal of Ecology,* **86**: 163-169.

Tilman, D. (1993) Species richness of experimental productivity gradients: how important is colonization limitation? *Ecology,* **74**: 2179-2191.

Tilman, D. (1994) Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology,* **75**: 2-16.

Tilman, D. y Downing, J. A. (1994) Biodiversity and stability in grasslands. *Nature,* **367**: 363-365.

Traba, J.; Ortega, M.; Levassor, C. y Peco, B. (1996) Cambios en la composición florística del banco de semillas por abandono del uso ganadero. En: *Actas de la XXXVI Reunión Científica de la Sociedad Española para el Estudio de los Pastos,* pp. 129-133. La Rioja.

Traba, J.; Levassor, C. y Peco, B. (1997) Riqueza del banco de semillas del suelo y uso ganadero. En: *Actas de las V Jornadas de la Asociación Española de Ecología Terretre,* pp. 94. Córdoba.

Traba, J.; Levassor, C. y Peco, B. (1998) Concentrating samples can lead to seed losses in soil bank estimations. *Functional Ecology,* **12**: 975-976.

Traba, J.; Levassor, C. y Peco, B. (1999a) Lluvia de semillas y recarga del banco del suelo en pastizales y matorrales mediterráneos. En: *Actas de la XXXIX Reunión Científica de la Sociedad Española para el Estudio de los Pastos,* pp. 135-140. Almería.

Traba, J.; Levassor, C. y Peco, B. (1999b) Grazing abandonment in Mediterranean dry pastures: seed rain, seed banks and vegetation. En: *VII European Ecological Congress. The European dimension in Ecology. Perspectives and Challenges por the 21*st century, pp. Halkidiki, Grecia.

Tutin, T. G. et al. (eds.) (1980) *Flora Europaea (vols. 1-5)*. Cambridge University Press. Cambridge.

Van de Koppel, J.; Huisman, J.; van der Wal, R. y Olff, H. (1996) Patterns of herbivory along a productivity gradient: an empirical and theoretical investigation. *Ecology,* **77**: 736-745.

van den Bos, J. y Bakker, J. P. (1990) The development of vegetation patterns by cattle grazing at low stocking density in The Netherlands. *Biological Conservation,* **51**: 263-272.

van der Maarel, E. (1988) Species diversity in plant communities in relation to structure and dynamics. En: During, H. J.; Werger, M. J. A. y Willems, H. J. (eds.) *Diversity and pattern in plant communities,* pp. 1-14. Academic Pub. La Haya.

van der Maarel, E. y Sykes, M. T. (1993) Small-scale plant species turnover in a limestone grassland: the carousel model and some comments on the niche concept. *Journal of Vegetation Science,* **4**: 179-188.

Venable, D.L. (1989) Modeling the evolutionary ecology of seed banks. En: : Leck, M. A.; Parker, V. T. y Simpson, R. L. (eds.) *Ecology of soil seed banks,* pp. 67-87. Academic Press, Inc. San Diego California.

Vleeshowers, L. M.; Bouwmeester, H. J. y Karssen, C. M. (1995) Redefining seed dormancy: an atemp to integrate physiology and ecology. *Journal of Ecology,* **83**: 1031-1037.

Wagner, R. H. (1965) The annual seed rain of adventice herbs in a radiation damaged forest. *Ecology,* **46**: 517-520.

Warr, S. J.; Thompson, K. y Kent, M. (1993) Seed banks as a neglected area of biogeographic research: a review of literature and sampling techniques. *Progress in Physical Geography,* **17**: 329-347.

Welch, D. (1985) Studies in the grazing of heather moorland in North-East Scotland. IV. Seed dispersal, problems of terminology, and constraints on coevolution. *The American Naturalist,* **119**: 402-413.

Willems, J. H. y Huijsmans, K. G. A. (1994) Vertical seed dispersal by earthworms: a quantitative approach. *Ecography,* **17**: 124-130.

Williams, C. E. (1990) A durable seed trap for measuring seed rain in forests. *Restoration Management,* **8**: 31-32.

Willson, M. F. (1992) The ecology of seed dispersal. En: Fenner, M. (ed.) *Seeds. The ecology of regeneration in plant communities,* pp. 61-85. CAB International. Wallingford.

Willson, M. F.; Rice, B. L. y Westoby, M. (1990) Seed dispersal spectra: a comparision of temperate plant communities. *Journal of Vegetation Science*, **1**: 547-562.

Young, J. A.; Evans, R. A.; Raguse, C. A. y Larson, J. R. (1981) Germinable seeds and periodicity of germination in annual grasslands. *Hilgardia,* **49**: 1-37.

Young, K. R.; Ewel, J. J. y Brown, B. J. (1987) Seed dynamics during forest succession in Costa Rica. *Vegetatio,* **71**: 157-173.

Zar, J. H. (1984) *Bioestatistical analysis.* Prentice-Hall. New Jersey.

Zobel, M. (1992) Plant species coexistance-the role of historical, evolutionary and ecological factors. *Oikos,* **65**: 314-320.

Zobel, M. (1997) The relative role of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology and Evolution,* **12**: 266-269.

Zobel, M.; van der Maarel, E. y Dupré, C. (1998) Species pool: the concept, its determination and its significance for community restoration. *Applied Vegetation Science,* **1**: 55-66.

ANEXOS

ANEXO 1.	Vegetación. Análisis de los datos de superficie de suelo desnudo, cobertura de líquen y cobertura de musgo. Datos de frecuencia de aparición y cobertura de las especies muestreadas en la vegetación de 1996 y 1997 de pastizales pastoreados y matorrales.

a) Correlaciones entre la riqueza de especies/parcela y la superficie de suelo desnudo, la cobertura de líquen y la cobertura de musgo (calculadas mediante el índice de correlación de Spearman; n = 5).

	Suelo	Líquen	Musgo
spp/parcela Pastizales 96	-0,800	0,224	-0,600
spp/parcela Pastizales 97	-0,500	0,410	0,100
spp/parcela Matorrales 96	0,500	-0,400	0,300
spp/parcela Matorrales 97	0,100	0,000	0,000

b) Correlaciones entre la riqueza de especies/unidad muestral y la superficie de suelo desnudo, la cobertura de líquen y la cobertura de musgo (calculadas mediante el índice de correlación de Spearman; n = 100).

	Suelo	Líquen	Musgo
spp/cuadrado Pastizales 96	-0,244	0,240	0,170
spp/cuadrado Pastizales 97	-0,020	0,124	0,026
spp/cuadrado Matorrales 96	0,223	-0,022	0,219
spp/cuadrado Matorrales 97	0,114	-0,065	-0,153

c) Comparaciones entre sistemas de la superficie máxima de suelo desnudo y de las coberturas máximas de líquen y musgo, calculadas mediante el test de la U de Mann-Whitney. Se presenta el valor de la U y bajo ella el valor de la p. La inicial indica el sistema que presentó valores significativamente más altos (P = Pastizales; M = Matorrales). En todos los casos, n = 5.

	Suelo	Líquen	Musgo
Pastizales 96 vs. Matorrales 96	1,000	0,000	0,000
	0,016 (M)	**0,008** (M)	**0,009** (M)
Pastizales 97 vs. Matorrales 97	2,00	0,000	5,000
	0,028 (P)	**0,008** (M)	0,117

Frecuencia de aparición (%) y mediana de la cobertura de cada especie en los muestreos de vegetación de cada año de los pastizales pastoreados.

PASTIZALES	frecuencia		cobertura	
Especies	1996	1997	1996	1997
Agrostis castellana	20	22	2	2
Aira caryophyllea	9	3	1	1
Alyssum granatense	1		1	
Anagallis minima	1	4	1	1
Andryala integrifolia	19	14	1	1
Anthemis arvensis	51	48	1	1
Anthoxanthum aristatum		1		1
Anthyllis lotoides		1		1
Aphanes microcarpa	100	91	1	1
Arabis hirsuta.	1		1	
Arenaria leptoclados	7	3	1	1
Biserrula pelecinus	12	23	1	1
Brassica barrelieri	2	5	1	1
Bromus hordeaceus	3	1	1	1
Capsella bursa-pastoris	12	8	1	1
Carex divisa	13	11	1	1
Carlina corymbosa	2	3	1,5	1
Cerastium glomeratum	7	7	1	1
Cerastium gracile	53	2	1	1
Cerastium semidecandrum	52	71	1	1
Coronilla minima	1		1	
Crassula tillaea	69	60	1	1
Crepis capillaris	51	34	1	1
Cynodon dactylon	23	24	3	2
Dactylis glomerata	2	1	1	2
Erodium ciconium	1		1	
Erodium cicutarium	26	56	1	1
Erophila verna	57	33	1	1
Eryngium campestre	10	9	1,5	1
Euphorbia exigua	15	14	1	1
Evax carpetana	11	6	1	1
Festuca ampla	8	7	2	3
Filago lutescens	35	43	1	1
Galium parisiense	19	12	1	1
Geranium molle	2		1	
Helianthemum apenninum	3		1	
Heliotropium europaeum	1		1	
Herniaria hirsuta	70	47	1	1
Holosteum umbellatum	2		1	
Hypochoeris glabra	40	78	1	1
Jasione montana	1	2	1	1
Juncus bufonius	10	5	1	1
Juncus capitatus	11	7	1	1
Leontodon taraxacoides	50	58	1	1
Linaria spartea	5	3	1	1
Logfia gallica	23	20	1	1
Logfia minima	41	49	1	1
Lolium rigidum	1		1	
Malva sp.	1		1	
Merendera pyrenaica	8	12	1	1
Mibora minima	47	34	1	1
Micropyrum tenellum	1		1	
Moenchia erecta	40	34	1	1

PASTIZALES	frecuencia		cobertura	
Especies	1996	1997	1996	1997
Monocotiledónea bulbosa	28	11	1	1
Montia minor	8	7	1	1
Myosotis sp.	5		1	
Ornithogalum umbellatum	7	1	1	1
Ornithopus compressus	10	5	1	1
Ornithopus perpusillus	2		1	
Parentucelia latifolia	34	13	1	1
Plantago bellardi	19	11	1	1
Plantago coronopus	11	11	1	1
Plantago lagopus	20	20	1	1
Plantago lanceolata	10	3	1	1
Poa annua	7	1	1	1
Poa bulbosa	100	100	3	4
Radiola linoides	5	9	1	1
Ranunculus paludosus	31	27	1	1
Romulea bulbocodium	5	4	1	1
Rumex acetosella	47	47	2	1
Rumex papillaris		1		1
Sagina apetala	2	3	1	1
Sanguisorba minor	1	6	1	1
Scirpus setaceus		1		1
Scleranthus annuus	8	2	1	1
Sedum caespitosum	59	33	1	1
Senecio sp.		1		1
Sherardia arvensis	1	1	1	1
Sisymbrium officinale	3	4	1	1
Spergula arvensis	63	45	1	1
Spergula pentandra	7	18	1	1
Spergularia purpurea	61	51	1	1
Stellaria media	15	4	1	1
Stipa lagascae	1	2	2	1
Teesdalia coronopifolia	19	11	1	1
Tolpis barbata	42	54	1	1
Trifolium arvense	16	11	1	1
Trifolium campestre	9	3	1	1
Trifolium cernuum	2		1	
Trifolium cherleri	1	1	1	1
Trifolium dubium	20	10	1	1
Trifolium glomeratum	52	25	1	1
Trifolium resupinatum	1		1	
Trifolium scabrum	2		1	
Trifolium striatum	1		1	
Trifolium subterraneum	23	27	1	1
Trifolium suffocatum	60	18	1	1
Trifolium tomentosum	1	1	1	1
Tuberaria guttata	81	79	1	1
Veronica arvensis	17	7	1	1
Veronica verna	41	30	1	1
Viola kitaibeliana		1		1
Vulpia ciliata	26	4	1	1
Vulpia membranacea	2		1	
Vulpia muralis	40	41	1	1
Vulpia myuros	34	10	1	1

Frecuencia de aparición (%) y mediana de la cobertura de cada especie en los muestreos de vegetación de cada año en los matorrales sin pastoreo.

MATORRALES	frecuencia		cobertura	
Especies	1996	1997	1996	1997
Agrostis castellana	10	21	1	1
Aira caryophyllae	8		1	
Aira praecox	1		1	
Alyssum granatense	8	5	1	1
Anchusa undulata	2		2	
Andryala integrifolia	38	29	1	1
Anthemis arvensis	3	2	1	1
Anthyllis lotoides	14	23	1	1
Aphanes microcarpa	16	5	1	1
Arenaria leptoclados	1		1	
Arrhenaterum album	12	9	1	1
Asterolinon linum-stellatum	33	32	1	1
Avena barbata	6	4	1	1
Brassica barrelieri	2	2	1	1
Briza maxima	1		1	
Bromus hordeaceus	5		1	
Bromus tectorum	19	32	1	1
Campanula lusitanica	60	14	1	1
Carlina corymbosa.	1	1	3	2
Centranthus calcitrapae.	1		1	
Cerastium brachypetalum	4		1	
Cerastium gracile	25	25	1	1
Cerastium semidecandrum	11	13	1	1
Convolvulus arvensis	2	2	1	1
Conyza bonaerensis	2		1	
Coronilla minima	45	42	1	1
Corynephorus canescens	23	37	1	1
Corynephorus fasciculatus		3		1
Crassula tillaea	29	18	1	1
Crepis capillaris	70	62	1	1
Crepis taraxacifolia	2	7	2	1
Cynodon dactylon	1	2	1	1
Cytisus scoparius	5	2	1	2
Chamaemelum mixtum	1	1	1	1
Chondrilla juncea	1		1	
Dactylis glomerata	26	25	2	2
Dipcadi serotinum	3	14	1	1
Erodium ciconium	3		1	
Erodium cicutarium	5	7	1	1
Erophila verna	7	8	1	1
Eryngium tenue	6	5	1	1
Evax carpetana	2	1	1	1
Filago lutescens	8	6	1	1
Galium parisiense	33	15	1	1
Geranium molle		3		1
Helichrysum stoechas	1		1	
Herniaria hirsuta	2	1	1	1
Holcus setosus	17	3	1	1
Holosteum umbellatum	7	7	1	1
Hypochoeris glabra	30	15	1	1
Jasione montana	92	46	1	1
Lamium amplexicaule	3	2	1	1
Lathyrus angulatus	3	11	1	1

MATORRALES	frecuencia		cobertura	
Especies	1996	1997	1996	1997
Lavandula stoechas	85	97	1	1
Legousia castellana	3	1	1	1
Leontodon taraxacoides	38	27	1	1
Linaria spartea	17	19	1	1
Logfia minima	29	23	1	1
Lophochloa cristata	1		1	
Lupinus hispanicus	3	4	1	1
Melica ciliata		1		1
Mibora minima	62	64	1	1
Micropyrum tenellum	24	17	1	1
Moenchia erecta	9	9	1	1
Muscari comusum.	12	13	1	1
Myosotis sp.	16	13	1	1
Ornithopus compressus	33	24	1	1
Papaver dubium	2	1	1	1
Parentucelia latifolia	2	2	1	1
Poa bulbosa	27	48	1	1
Psilurus incurvus	12	9	1	1
Pterocephalus diandrus	1	2	1	1
Quercus rotundifolia	2	2	1,5	2,5
Ranunculus paludosus	2	5	1,5	1
Rumex acetosella	3	5	1	1
Sanguisorba minor	10	9	1	1
Scilla autumnalis	10		1	
Sedum caespitosum	2	2	1	1
Senecio sp.	13	2	1	1
Silene scabriflora	27	37	1	1
Spergula pentandra	1	1	1	1
Spergularia purpurea	10	3	1	1
Taeniatherum caput-medusae	3	10	1	1
Teesdalia coronopifolia	15	30	1	1
Thapsia villosa	11	9	1	1
Thymus mastichina	1	1	1	1
Tolpis barbata	21	25	1	1
Trifolium angustifolium	19	18	1	1
Trifolium arvense	19	19	1	1
Trifolium campestre	34	40	1	1
Trifolium cherleri	4	3	1	1
Trifolium glomeratum	8	2	1	1
Trifolium scabrum	2		1	
Trifolium smyrnaeum	2		1	
Tuberaria guttata	45	67	1	1
Valerianela carinata	20	14	1	1
Veronica arvensis	28	1	1	1
Veronica verna	22	11	1	1
Vicia lathyroides	35	23	1	1
Vicia lutea	7	6	1	1
Vulpia ciliata	41	17	1	1
Vulpia membranacea		3		1
Vulpia muralis	41	58	1	1
Vulpia myuros	58	30	1	1
Vulpia unilateralis	12		1	

Anexo 2.	Densidad media por sonda, suma por especie y suma total de las semillas germinadas en: a) muestras superficiales (0-5 cm) de banco de semillas; b) muestras profundas (5-10 cm) de banco de semillas. Los datos se presentan divididos por localidad y fecha.

Pastizales Primavera 1996	I	II	III	IV	V	suma
Anagallis minima	0,00	0,00	1,95	0,00	0,00	39
Anthemis arvensis	0,00	0,00	0,05	0,00	0,15	4
Anthyllis lotoides	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	1
Aphanes microcarpa	1,70	2,35	1,60	2,80	3,40	237
Arabis hirsuta	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	1
Arenaria leptoclados	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	2
Biserrula pelecinus	0,10	0,10	0,00	0,30	0,20	14
Capsella bursa-pastoris	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	1
Carex divisa	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	1
Cerastium semidecandrum	0,00	0,15	0,10	0,30	0,15	14
Crassula tillaea	0,95	2,25	1,80	9,00	0,10	282
Crepis capillaris	0,00	0,10	0,10	0,00	0,00	4
Chenopodium sp.	0,00	0,00	0,00	0,10	0,10	4
Erodium cicutarium	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	1
Erophila verna	0,00	0,15	0,10	0,50	0,60	27
Euphorbia exigua	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	1
Filago lutescens	0,10	0,05	0,15	0,00	0,10	8
Galium parisiense	0,00	0,00	0,15	0,00	0,00	3
Heliotropium europaeum	0,05	0,05	0,00	1,65	0,10	37
Herniaria hirsuta	2,05	0,30	1,35	2,35	2,35	168
Juncus bufonius	0,60	0,35	6,20	0,20	1,50	177
Juncus capitatus	0,00	0,00	1,75	0,00	0,00	35
Lactuca serriola	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	1
Logfia gallica	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	1
Logfia minima	0,00	0,00	0,05	0,05	0,00	2
Mibora minima	0,00	0,30	0,10	0,05	0,00	9
Moenchia erecta	0,00	0,15	0,05	0,00	0,05	5
Montia minor	0,00	0,00	0,20	0,00	0,00	4
Myosotis sp.	0,00	0,05	0,10	0,00	0,00	3
Parentucelia latifolia	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	1
Petrorhagia nanteuillii	0,00	0,00	0,20	0,00	0,00	4
Radiola linoides	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	1
Rumex acetosella	0,15	0,05	0,00	0,00	0,00	4
Rumex papillaris	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	1
Sagina apetala	0,00	0,00	0,15	0,00	0,05	4
Scirpus setaceus	0,00	0,00	2,55	0,00	0,00	51
Sedum caespitosum	0,10	0,20	0,00	0,55	0,05	18
Senecio vulgare	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	1
Sisymbrium officinale	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	1
Spergula arvensis	0,05	0,00	0,00	0,10	0,05	4
Spergula pentandra	0,00	0,10	0,15	0,00	0,00	5
Spergularia purpurea	2,75	1,55	0,25	3,65	1,30	190
Teesdalia coronopifolia	0,00	0,10	0,00	0,00	0,00	2
Tolpis barbata	0,00	0,00	0,10	0,00	0,00	2
Trifolium arvense	0,10	0,30	0,15	0,05	0,25	17
Trifolium campestre	0,15	0,00	0,00	0,50	0,10	15
Trifolium cernuum	0,10	0,10	0,00	0,00	0,10	6
Trifolium cherleri	0,00	0,00	0,00	0,00	0,20	4
Trifolium dubium	0,00	0,00	0,70	0,00	0,00	14
Trifolium glomeratum	1,60	1,00	2,00	1,50	2,70	176
Trifolium striatum	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	1
Trifolium strictum	0,00	0,00	0,20	0,00	0,00	4
Trifolium subterraneum	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	2
Trifolium suffocatum	0,00	0,30	0,00	0,10	0,35	15
Tuberaria guttata	0,75	1,50	0,70	0,75	0,20	78
Veronica arvensis	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	1
Veronica verna	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	1
Vulpia muralis	0,00	0,00	0,05	0,00	0,05	2
suma						1711

densidad media de semillas por sonda
suma total
DATOS SONDA ALTA

Pastizales Primavera 1996	I	II	III	IV	V	suma
Andryala integrifolia	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	1
Aphanes microcarpa	0,10	0,05	0,00	0,10	0,15	8
Arenaria leptoclados	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	1
Biserrula pelecinus	0,00	0,05	0,05	0,65	0,40	23
Crassula tillaea	0,10	0,00	0,00	0,20	0,00	6
Chenopodium sp.	0,00	0,00	0,00	0,10	0,00	2
Heliotropium europaeum	0,00	0,00	0,00	1,05	0,05	22
Herniaria hirsuta	0,10	0,05	0,00	0,30	0,10	11
Hypochoeris glabra	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	1
Juncus bufonius	0,40	0,05	1,95	0,05	1,25	74
Juncus capitatus	0,00	0,00	0,50	0,00	0,00	10
Leontodon taraxacoides	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	1
Linaria spartea	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	1
Petrorhagia nanteuillii	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	1
Rumex papillaris	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	1
Scirpus setaceus	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	1
Spergularia purpurea	0,05	0,15	0,00	0,20	0,05	9
Stellaria media	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	2
Trifolium arvense	0,05	0,20	0,25	0,00	0,05	11
Trifolium campestre	0,00	0,00	0,10	0,00	0,05	3
Trifolium dubium	0,05	0,00	0,05	0,00	0,00	2
Trifolium glomeratum	0,70	0,50	0,40	0,55	1,75	78
Trifolium smyrnaeum	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	1
Trifolium striatum	0,00	0,00	0,05	0,05	0,00	2
Trifolium suffocatum	0,05	0,00	0,00	0,10	0,10	5
Tuberaria guttata	0,20	0,00	0,00	0,05	0,00	5
suma						282

densidad media de semillas por sonda
suma total
DATOS SONDA BAJA

densidad media de semillas por sonda
suma total
DATOS SONDA ALTA

Matorrales Primavera 1996	A	B	C	D	E	suma
Agrostis castellana	0,00	0,00	0,15	0,00	0,00	3
Anchusa undulata	0,00	0,05	0,05	0,00	0,00	2
Andryala integrifolia	0,00	0,15	0,00	0,10	0,00	5
Anthyllis lotoides	0,05	0,60	0,35	0,30	0,25	31
Aphanes microcarpa	0,05	0,10	0,05	0,00	0,05	5
Asterolinon linon-stellatum	0,00	0,00	0,05	0,20	0,05	6
Brassica barrelieri	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	1
Bromus tectorum	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	1
Campanula lusitanica	0,75	2,05	1,90	1,45	1,45	152
Cerastium gracile	0,00	0,05	0,00	0,05	0,00	2
Cerastium semidecandrum	0,00	0,05	0,00	0,00	0,05	2
Coronilla minima	0,00	0,05	0,40	0,00	0,00	9
Corrigiola telephiifolia	0,40	0,10	0,00	0,10	0,30	18
Corynephorus canescens	0,00	0,00	0,00	0,15	0,10	5
Crassula tillaea	0,75	0,60	0,40	1,20	0,95	78
Crepis capillaris	0,00	0,00	0,55	0,00	0,10	13
Dactylis glomerata	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	1
Erophila verna	0,00	0,05	0,05	0,00	0,05	3
Eryngium tenue	0,00	0,35	0,05	0,10	0,00	10
Euphorbia exigua	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	1
Filago lutescens	0,05	0,05	0,00	0,05	0,00	3
Galium parisiense	0,00	0,00	0,10	0,00	0,05	3
Heliotropium europaeum	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	1
Herniaria hirsuta	0,00	0,05	0,05	0,05	0,00	3
Holcus setosus	0,00	0,00	0,10	0,00	0,00	2
Hypochoeris glabra	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	1
Jasione montana	0,65	9,05	4,20	2,50	7,55	479
Juncus bufonius	0,10	0,15	0,00	0,00	0,10	7
Lavandula stoechas	0,00	0,10	0,10	0,05	0,05	6
Legousia castellana	0,00	0,80	0,10	0,50	0,10	30
Linaria spartea	0,30	0,55	0,10	0,80	0,25	40
Logfia minima	0,10	0,00	0,05	0,45	0,05	13
Lupinus hispanicus	0,00	0,00	0,00	0,05	0,10	3
Mibora minima	0,35	0,05	0,25	0,20	0,05	16
Micropyrum tenellum	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	1
Myosotis sp.	0,00	0,30	0,05	0,00	0,25	12
Ornithopus compressus	0,10	0,05	0,00	0,00	0,00	3
Psilurus incurvus	0,15	0,00	0,10	0,00	0,05	6
Rumex acetosella	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	1
Sagina apetala	0,00	0,00	0,05	0,00	0,05	2
Sedum caespitosum	0,10	0,00	0,00	0,10	0,00	4
Senecio lividus	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	1
Silene scabriflora	0,00	0,00	0,05	0,10	0,05	4
Spergularia purpurea	0,40	0,30	0,15	0,65	0,25	35
Trifolium angustifolium	0,00	0,00	0,10	0,00	0,00	2
Trifolium arvense	0,00	0,80	0,40	0,00	0,05	25
Trifolium campestre	0,00	0,25	0,80	0,00	0,00	21
Trifolium dubium	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	1
Trifolium glomeratum	0,00	0,30	0,80	0,00	0,00	22
Tuberaria guttata	0,50	0,20	0,80	1,00	0,75	65
Veronica arvensis	0,00	0,05	0,05	0,05	0,15	6
Vulpia ciliata	0,00	0,10	0,05	0,15	0,20	10
Vulpia muralis	0,00	0,00	0,10	0,15	0,05	6
Vulpia myuros	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	1
suma						1185

Matorrales Primavera 1996	A	B	C	D	E	suma
Andryala integrifolia	0,00	0,00	0,10	0,00	0,00	2,00
Anthyllis lotoides	0,05	0,00	0,05	0,00	0,05	3,00
Asterolinon linum-stellatum	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	1,00
Campanula lusitanica	0,10	0,35	0,25	0,10	0,05	17,00
Coronilla minima	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	1,00
Corrigiola telephiifolia	0,40	0,00	0,00	0,15	0,45	20,00
Crassula tillaea	0,00	0,00	0,00	0,10	0,00	2,00
Chondrilla juncea	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00
Herniaria hirsuta	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	1,00
Jasione montana	0,00	0,10	0,15	0,00	0,20	9,00
Juncus bufonius	0,00	0,05	0,05	0,05	0,15	6,00
Lavandula stoechas	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	1,00
Linaria spartea	0,00	0,00	0,05	0,05	0,00	2,00
Lupinus hispanicus	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	1,00
Ornithopus compressus	0,05	0,05	0,00	0,00	0,00	2,00
Rumex acetosella	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00
Rumex papillaris	0,00	0,00	0,10	0,00	0,05	3,00
Senecio vulgaris	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	1,00
Spergularia purpurea	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00
Trifolium angustifolium	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	1,00
Trifolium arvense	0,00	0,25	0,05	0,00	0,00	6,00
Trifolium campestre	0,00	0,00	0,10	0,00	0,05	3,00
Trifolium glomeratum	0,00	0,10	0,20	0,00	0,00	6,00
Tuberaria guttata	0,05	0,05	0,00	0,05	0,00	3,00
Vulpia muralis	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00
suma						95,00

densidad media de semillas por sonda
suma total
DATOS SONDA BAJA

Pastizales Otoño 1996	I	II	III	IV	V	suma
Agrostis castellana	0,00	0,00	0,15	0,00	0,00	3
Aira caryophyllea	0,00	0,00	0,00	0,15	0,00	3
Anagallis minima	0,00	0,00	8,95	0,00	0,00	179
Andryala integrifolia	0,15	0,00	0,20	0,50	0,00	17
Anthemis arvensis	0,00	0,05	0,00	0,10	0,05	4
Anthyllis lotoides	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	1
Aphanes microcarpa	2,75	4,95	3,40	5,50	2,95	391
Arenaria leptoclados	0,00	0,10	0,15	0,00	0,35	12
Biserrula pelecinus	0,00	0,00	0,00	0,05	0,05	2
Capsella bursa-pastoris	0,00	0,00	0,00	0,00	0,15	3
Carex divisa	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	1
Cerastium brachypetalum	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	1
Cerastium semidecandrum	0,20	1,00	1,15	1,50	6,85	214
Crassula tillaea	5,45	4,30	6,10	15,85	1,60	666
Crepis capillaris	0,00	0,00	0,10	0,05	0,40	11
Crepis taraxacifolia	0,00	0,00	0,00	0,10	0,00	2
Cynodon dactylon	0,00	0,00	0,00	0,00	0,20	4
Dipcadi serotinum	0,00	0,10	0,00	0,00	0,00	2
Erodium cicutarium	0,00	0,00	0,00	0,15	0,05	4
Erophila verna	0,10	0,10	0,20	0,45	0,45	26
Evax carpetana	0,00	0,00	0,10	0,00	0,00	2
Exaculum pusillum	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	1
Festuca ampla	0,20	0,00	0,00	0,00	0,00	4
Filago lutescens	0,10	0,00	0,05	0,40	0,70	25
Galium parisiense	0,00	0,00	2,20	0,00	0,25	49
Heliotropium europaeum	0,00	0,05	0,10	0,40	0,05	12
Herniaria hirsuta	1,70	0,25	1,05	3,85	8,75	312
Hypochoeris glabra	0,15	0,00	0,15	0,00	0,05	7
Juncus bufonius	0,50	0,30	9,40	0,65	1,00	237
Juncus capitatus	0,00	0,00	11,15	0,00	0,10	225
Leontodon taraxacoides	0,25	0,00	0,10	0,10	0,10	11
Linaria spartea	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	1
Logfia gallica	0,00	0,00	0,70	0,25	0,00	19
Logfia minima	0,45	0,10	0,55	0,05	0,15	26
Mibora minima	0,00	0,70	1,25	1,15	0,00	62
Moenchia erecta	0,00	1,15	0,65	0,05	0,20	41
Montia minor	0,00	0,00	0,15	0,00	0,05	4
Myosotis sp.	0,00	0,05	0,15	0,00	0,00	4
Ornithopus compressus	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	1
Parentucelia latifolia	0,60	0,10	0,00	0,10	0,00	16
Plantago bellardi	0,20	0,00	0,00	0,00	0,25	9
Plantago coronopus	0,20	0,00	0,00	0,15	0,00	7
Plantago lagopus	0,00	0,20	0,05	0,00	0,05	6
Poa annua	0,00	0,00	0,00	0,05	0,25	6
Poa bulbosa	21,55	20,05	16,90	40,80	18,00	2346
Radiola linoides	0,00	0,00	3,55	0,00	0,00	71
Ranunculus paludosus	0,10	0,00	0,00	0,00	0,05	3
Rumex acetosella	0,00	0,05	0,00	0,00	0,30	7
Rumex papillaris	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	1
Sagina apetala	0,10	0,05	4,25	0,00	0,25	93
Scirpus setaceus	0,00	0,05	3,15	0,00	0,00	64
Sedum caespitosum	0,95	0,45	0,20	0,85	1,25	74
Senecio vulgare	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	1
Spergula arvensis	0,00	0,00	0,05	0,00	0,05	2
Spergula pentandra	0,00	0,10	0,20	0,00	0,20	10
Spergularia purpurea	3,15	5,35	0,50	12,40	3,10	490
Teesdalia coronopifolia	0,00	0,00	0,05	0,05	0,00	2
Tolpis barbata	0,00	0,05	0,05	0,30	0,00	8
Trifolium arvense	0,00	0,15	0,15	0,05	0,05	8
Trifolium campestre	0,15	0,00	0,10	0,00	0,50	15
Trifolium cernuum	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	1
Trifolium cherleri	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	1
Trifolium dubium	0,00	0,00	0,40	0,00	0,00	8
Trifolium glomeratum	0,55	0,40	0,55	1,10	1,50	82
Trifolium subterraneum	0,15	0,00	0,00	0,00	0,00	3
Trifolium suffocatum	0,70	0,25	0,30	0,75	0,65	53
Tuberaria guttata	9,80	16,80	7,90	13,00	2,00	990
Veronica arvensis	0,05	0,00	0,00	0,15	0,10	6
Veronica verna	0,00	0,10	0,00	0,20	0,45	15
Vulpia ciliata	0,15	0,05	0,00	0,00	0,40	12
Vulpia muralis	0,10	0,05	0,85	1,45	0,60	61
Vulpia myuros	0,10	0,00	0,50	0,10	0,05	15
Vulpia sp.	0,70	0,00	0,60	0,30	0,45	41
suma semillas	51,40	57,60	88,60	103,20	55,00	7116

densidad media de semillas por sonda
suma total
DATOS SONDA ALTA

Pastizales Otoño 1996	I	II	III	IV	V	suma
Anagallis minima	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	1
Aphanes microcarpa	0,00	0,50	0,25	0,20	0,05	20
Biserrula pelecinus	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	1
Cerastium gracile	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	2
Cerastium semidecandrum	0,00	0,05	0,00	0,00	0,05	2
Crassula tillaea	0,00	0,00	0,15	0,20	0,00	7
Galium parisiense	0,00	0,00	0,10	0,00	0,05	3
Heliotropium europaeum	0,00	0,05	0,00	0,30	0,00	7
Herniaria hirsuta	0,05	0,00	0,00	0,10	0,10	5
Juncus bufonius	0,10	0,10	5,15	0,40	0,05	116
Juncus capitatus	0,00	0,00	1,85	0,05	0,00	38
Logfia minima	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	1
Moenchia erecta	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	1
Poa bulbosa	0,00	0,15	0,25	0,25	0,05	14
Scirpus setaceus	0,00	0,15	0,50	0,00	0,00	13
Sedum caespitosum	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	1
Spergularia purpurea	0,00	0,30	0,05	0,10	0,25	14
Trifolium campestre	0,00	0,00	0,40	0,00	0,05	9
Trifolium glomeratum	0,05	0,05	0,15	0,00	0,10	7
Trifolium striatum	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	1
Trifolium suffocatum	0,00	0,00	0,00	0,05	0,05	2
Tuberaria guttata	0,00	0,25	0,05	0,05	0,05	8
Vulpia sp.	0,00	0,05	0,05	0,05	0,05	4
suma						277

densidad media de semillas por sonda
suma total
DATOS SONDA BAJA

Matorrales Otoño 1996	A	B	C	D	E	suma
Agrostis castellana	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	1
Andryala integrifolia	0,00	0,10	0,00	0,25	0,15	10
Anthyllis lotoides	0,10	0,05	0,00	0,35	0,00	10
Aphanes microcarpa	0,00	0,00	0,20	0,00	0,00	4
Arrhenatherum album	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	1
Asterolinon linum-stellatum	0,05	0,00	0,20	0,10	0,00	7
Briza maxima	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	1
Bromus tectorum	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	1
Campanula lusitanica	0,20	1,00	0,00	1,10	0,00	46
Cerastium brachypetalum	0,00	0,00	0,00	0,05	0,05	2
Cerastium gracile	0,00	0,00	0,00	0,15	0,00	3
Cerastium semidecandrum	0,00	0,05	0,15	0,05	0,30	11
Coronilla minima	0,10	0,05	0,00	0,45	0,30	18
Corynephorus canescens	0,20	0,65	0,05	1,10	0,35	47
Corynephorus fasciculatus	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	1
Crassula tillaea	1,25	0,30	0,05	0,55	1,10	65
Crepis capillaris	0,15	0,00	0,05	0,30	0,00	10
Dactylis glomerata	0,00	0,15	0,80	0,00	0,10	21
Filago lutescens	0,00	0,00	0,15	0,05	0,00	4
Galium parisiense	0,40	0,00	0,20	0,00	0,00	12
Helianthemum apeninnum	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	1
Heliotropium europaeum	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	1
Herniaria hirsuta	0,00	0,05	0,05	0,05	0,00	3
Holcus setosus	0,15	0,00	0,25	0,00	0,00	8
Hypochoeris glabra	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	2
Jasione montana	1,10	3,15	0,95	1,25	5,50	239
Juncus bufonius	0,00	0,05	0,00	0,05	0,05	3
Lamium amplexicaule	0,00	0,00	0,20	0,00	0,00	4
Lavandula stoechas	0,45	0,45	1,70	1,20	1,55	107
Legousia castellana	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	1
Leontodon taraxacoides	0,00	0,05	0,15	0,00	0,00	4
Linaria spartea	0,05	0,05	0,00	0,10	0,20	8
Logfia minima	0,10	0,05	0,10	0,20	0,00	9
Mibora minima	1,10	0,20	0,35	0,30	0,90	57
Micropyrum tenellum	0,15	0,00	0,10	0,00	0,10	7
Moenchia erecta	0,00	0,05	0,00	0,05	0,65	15
Myosotis sp.	0,15	0,00	0,00	0,00	0,20	7
Ornithopus compressus	0,15	0,15	0,20	0,10	0,00	12
Parentucelia latifolia	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	1
Poa bulbosa	0,60	5,05	0,20	0,90	0,80	151
Psilurus incurvus	0,90	0,30	0,25	0,00	0,05	30
Pterocephalus diandrus	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	1
Rumex acetosella	0,45	0,15	0,10	0,00	0,05	15
Sagina apetala	0,15	0,00	0,00	0,00	0,60	15
Sedum caespitosum	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	1
Silene scabriflora	0,05	0,20	0,05	0,45	0,00	15
Spergularia purpurea	0,20	0,20	0,10	0,05	0,15	14
Teesdalia coronopifolia	0,30	0,05	0,00	0,00	0,00	7
Tolpis barbata	0,00	0,00	0,00	0,05	0,05	2
Trifolium angustifolium	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	1
Trifolium arvense	0,15	0,45	0,25	0,00	0,00	17
Trifolium campestre	0,45	0,10	0,90	0,05	0,00	30
Trifolium glomeratum	0,00	0,45	0,00	0,00	0,00	9
Tuberaria guttata	4,25	1,15	0,45	1,25	1,75	177
Valerianela carinata	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	1
Veronica arvensis	0,05	0,00	0,05	0,10	0,30	10
Veronica verna	0,05	0,00	0,00	0,00	0,05	2
Vulpia ciliata	0,05	0,40	0,15	0,25	0,35	24
Vulpia muralis	4,40	0,20	0,00	0,95	0,20	115
Vulpia myuros	0,25	0,00	0,00	0,20	0,10	11
Vulpia sp.	0,15	0,20	0,50	0,25	0,20	26
suma						1438

densidad media de semillas por sonda
suma total
DATOS SONDA ALTA

Matorrales Otoño 1996	A	B	C	D	E	suma
Anthyllis lotoides	0,00	0,00	0,05	0,05	0,00	2
Campanula lusitanica	0,00	0,05	0,15	0,05	0,00	5
Cerastium semidecandrum	0,00	0,10	0,00	0,00	0,00	2
Coronilla minima	0,00	0,05	0,05	0,05	0,00	3
Corynephorus canescens	0,00	0,10	0,05	0,00	0,00	3
Crassula tillaea	0,00	0,05	0,00	0,00	0,05	2
Dactylis glomerata	0,00	0,05	0,05	0,00	0,00	2
Herniaria hirsuta	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	1
Jasione montana	0,00	0,30	0,00	0,10	0,00	8
Juncus bufonius	0,00	0,10	0,00	0,00	0,00	2
Lavandula stoechas	0,00	0,00	0,05	0,05	0,05	3
Linaria spartea	0,00	0,05	0,15	0,05	0,00	5
Ornithopus compressus	0,05	0,25	0,00	0,10	0,05	9
Poa bulbosa	0,00	0,15	0,00	0,00	0,00	3
Psilurus incurvus	0,00	0,00	0,05	0,00	0,05	2
Rumex acetosella	0,10	0,05	0,05	0,00	0,00	4
Sedum caespitosum	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	1
Spergularia purpurea	0,00	0,15	0,05	0,05	0,00	5
Trifolium arvense	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	1
Trifolium campestre	0,00	0,05	0,10	0,00	0,00	3
Trifolium glomeratum	0,00	0,05	0,05	0,00	0,00	2
Tuberaria guttata	0,05	0,15	0,05	0,00	0,05	6
Veronica arvensis	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	1
Veronica verna	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	1
Vulpia ciliata	0,00	0,00	0,00	0,10	0,00	2
Vulpia muralis	0,00	0,05	0,10	0,00	0,05	4
Vulpia sp.	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	1
suma						83

densidad media de semillas por sonda
suma total
DATOS SONDA BAJA

Pastizales Primavera 1997	I	II	III	IV	V	suma
Aira caryophyllea	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	1
Anagallis minima	0,00	0,00	0,40	0,00	0,00	8
Andryala integrifolia	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	1
Anthemis arvensis	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	1
Aphanes microcarpa	0,95	0,90	0,55	1,40	1,70	110
Biserrula pelecinus	0,00	0,05	0,00	0,10	0,00	3
Brassica barrelieri	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	2
Capsella bursa-pastoris	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	2
Carex divisa	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	1
Cerastium glomeratum	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	1
Cerastium semidecandrum	0,25	0,25	0,15	0,20	2,55	68
Crassula tillaea	4,65	5,55	3,75	11,50	0,00	509
Crepis capillaris	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	1
Erodium cicutarium	0,00	0,00	0,05	0,00	0,05	2
Erophila verna	0,00	0,00	0,00	0,15	0,10	5
Eryngium campestre	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	1
Euphorbia exigua	0,00	0,00	0,25	0,00	0,00	5
Filago lutescens	0,05	0,00	0,05	0,00	0,05	3
Galium parisiense	0,00	0,00	0,20	0,00	0,05	5
Heliotropium europaeum	0,10	0,05	0,05	2,15	0,10	49
Herniaria hirsuta	1,40	0,55	1,15	1,35	3,15	152
Hypochoeris glabra	0,00	0,00	0,00	0,10	0,05	3
Juncus bufonius	0,30	0,20	2,75	0,05	0,20	70
Juncus capitatus	0,00	0,00	0,95	0,00	0,00	19
Linaria spartea	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	1
Logfia gallica	0,00	0,00	0,05	0,05	0,00	2
Logfia minima	0,20	0,05	0,15	0,05	0,00	9
Mibora minima	0,00	0,65	0,15	0,25	0,00	21
Moenchia erecta	0,00	0,90	0,20	0,05	0,05	24
Montia minor	0,00	0,00	0,10	0,00	0,00	2
Myosotis sp.	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	1
Parentucelia latifolia	0,00	0,00	0,10	0,00	0,10	4
Plantago coronopus	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	1
Plantago lagopus	0,00	0,05	0,00	0,00	0,25	6
Poa annua	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	1
Poa bulbosa	23,80	20,10	16,65	8,65	18,55	1755
Rumex acetosella	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	1
Sagina apetala	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	1
Scirpus setaceus	0,00	0,00	1,75	0,00	0,00	35
Sedum caespitosum	0,10	1,15	0,15	0,65	0,70	55
Spergula arvensis	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	1
Spergula pentandra	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	1
Spergularia purpurea	2,85	2,20	0,40	3,60	2,00	221
Stellaria media	0,00	0,05	0,00	0,00	0,05	2
Teesdalia coronopifolia	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	2
Tolpis barbata	0,00	0,10	0,05	0,00	0,00	3
Trifolium arvense	0,05	0,05	0,00	0,00	0,00	2
Trifolium campestre	0,00	0,05	0,05	0,05	0,00	3
Trifolium glomeratum	1,10	0,10	0,70	0,25	1,00	63
Trifolium scabrum	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	1
Trifolium striatum	0,00	0,00	0,15	0,00	0,15	6
Trifolium strictum	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	1
Trifolium subterraneum	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	1
Trifolium suffocatum	0,05	0,00	0,00	0,20	0,10	7
Tuberaria guttata	2,25	2,35	1,20	1,50	0,20	150
Veronica arvensis	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	1
Vulpia ciliata	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	1
Vulpia muralis	0,00	0,05	0,05	0,00	0,00	2
Vulpia sp.	0,25	0,15	0,10	0,15	0,25	18
suma						3427

densidad media de semillas por sonda
suma total
DATOS SONDA ALTA

Pastizales Primavera 1997	I	II	III	IV	V	suma
Anagallis minima	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	1
Aphanes microcarpa	0,00	0,00	0,00	0,15	0,10	5
Biserrula pelecinus	0,00	0,00	0,00	0,05	0,05	2
Cerastium semidecandrum	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	2
Crassula tillaea	0,00	0,20	0,00	0,25	0,00	9
Filago lutescens	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	1
Galium parisiense	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	1
Heliotropium europaeum	0,05	0,00	0,00	0,50	0,25	16
Herniaria hirsuta	0,05	0,15	0,00	0,05	0,15	8
Juncus bufonius	0,10	0,00	0,80	0,05	0,20	23
Juncus capitatus	0,00	0,00	0,35	0,00	0,00	7
Mibora minima	0,00	0,15	0,00	0,00	0,00	3
Poa bulbosa	0,00	0,00	0,10	0,00	0,05	3
Spergularia purpurea	0,00	0,15	0,05	0,10	0,15	9
Trifolium cherleri	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	1
Trifolium glomeratum	0,35	0,25	0,15	0,20	0,35	26
Trifolium striatum	0,00	0,00	0,05	0,05	0,00	2
Tuberaria guttata	0,10	0,25	0,00	1,35	0,15	37
suma						156

densidad media de semillas por sonda
suma total
DATOS SONDA BAJA

Matorrales Primavera 1997	A	B	C	D	E	suma
Anthemis arvensis	0,00	0,00	0,00	0,05	0,10	3
Anthyllis lotoides	0,20	0,10	0,00	0,00	0,00	6
Aphanes microcarpa	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	1
Arrhenatherum album	0,00	0,10	0,00	0,00	0,15	5
Asterolinon linum-stellatum	0,20	0,00	0,00	0,10	0,00	6
Bromus tectorum	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	1
Campanula lusitanica	0,00	0,05	0,00	0,65	0,45	23
Cardamine hirsuta	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	2
Cerastium ramossissimum	0,00	0,00	0,00	0,10	0,00	2
Cerastium semidecandrum	0,00	0,05	0,00	0,10	0,25	8
Coronilla rminima	0,05	0,25	0,15	0,25	0,10	16
Corrigiola telephiifolia	0,20	0,00	0,00	0,15	0,20	11
Corynephorus canescens	0,00	0,10	0,05	0,00	0,00	3
Corynephorus fasciculatus	0,00	0,05	0,00	0,05	0,10	4
Crassula tillaea	1,80	1,55	0,05	0,85	1,65	118
Crepis capillaris	0,15	0,00	0,00	0,50	0,10	15
Cruciata pedemontana	0,00	0,00	0,00	0,10	0,00	2
Dactylis glomerata	0,00	0,55	0,80	0,00	0,00	27
Erodium cicutarium	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	1
Erophila verna	0,00	0,00	0,05	0,05	0,00	2
Filago lutescens	0,00	0,00	0,10	0,00	0,00	2
Galium parisiense	0,10	0,00	0,05	0,00	0,05	4
Heliotropium europaeum	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	1
Herniaria hirsuta	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	1
Holcus setiglumis	0,00	0,00	0,05	0,00	0,10	3
Hypochoeris glabra	0,00	0,05	0,00	0,05	0,00	2
Jasione montana	0,30	0,45	0,15	2,60	4,55	161
Juncus bufonius	0,10	0,00	0,10	0,10	0,15	9
Lathyrus angustifolium	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	1
Lavandula stoechas	1,00	0,65	1,20	0,70	0,70	85
Legousia castellana	0,00	0,00	0,00	0,10	0,05	3
Leontodon taraxacoides	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	1
Linaria spartea	0,05	0,00	0,05	0,25	0,05	8
Logfia minima	0,05	0,00	0,00	0,05	0,10	4
Mibora minima	1,10	0,65	0,55	0,45	1,10	77
Micropyrum tenellum	0,00	0,00	0,00	0,10	0,00	2
Moenchia erecta	0,00	0,05	0,00	0,00	0,05	2
Myosotis sp.	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	2
Ornithopus compressus	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	2
Parentucelia latifolia	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	1
Poa bulbosa	3,30	8,60	0,35	2,45	0,65	307
Psilurus incurvus	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	1
Rumex acetosella	0,05	0,00	0,00	0,00	0,05	2
Sanguisorba officinalis	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	1
Silene scabriflora	0,20	0,00	0,00	0,10	0,10	8
Spergularia purpurea	0,20	0,50	0,20	0,30	0,25	29
Teesdalia coronopifolia	0,10	0,00	0,05	0,00	0,00	3
Tolpis barbata	0,05	0,05	0,00	0,00	0,05	3
Trifolium angustifolium	0,00	0,00	0,20	0,00	0,00	4
Trifolium arvense	0,05	0,10	0,70	0,00	0,00	17
Trifolium campestre	0,15	0,10	0,10	0,00	0,00	7
Trifolium glomeratum	0,10	0,35	0,10	0,00	0,00	11
Trifoilum striatum	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	1
Tuberaria guttata	1,20	0,10	0,05	0,45	0,90	54
Valerianela carinata	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	1
Veronica arvensis	0,15	0,00	0,00	0,05	0,15	7
Veronica verna	0,15	0,00	0,00	0,00	0,15	6
Vulpia ciliata	0,00	0,05	0,05	0,55	0,45	22
Vulpia muralis	1,05	0,05	0,00	0,25	0,20	31
Vulpia myuros	0,40	0,00	0,00	0,05	0,00	9
Vulpia sp.	0,15	0,30	0,30	0,05	0,15	19
suma						1170

densidad media de semillas por sonda
suma total
DATOS SONDA ALTA

Matorrales Primavera 1997	A	B	C	D	E	suma
Anthemis arvensis	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	1
Anthyllis lotoides	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	2
Campanula lusitanica	0,00	0,00	0,05	0,15	0,15	7
Coronilla minima	0,00	0,05	0,00	0,05	0,00	2
Corrigiola telephiifolia	0,65	0,00	0,00	0,00	0,50	23
Corynephorus canescens	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	1
Crassula tillaea	0,00	0,05	0,00	0,05	0,00	2
Galium parisiense	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	1
Herniaria hirsuta	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	1
Hypochoeris glabra	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	1
Jasione montana	0,05	0,05	0,00	0,20	0,50	16
Juncus bufonius	0,00	0,00	0,05	0,15	0,00	4
Lavandula stoechas	0,00	0,10	0,00	0,00	0,00	2
Legousia castellana	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	1
Leontodon taraxacoides	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	1
Linaria spartea	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	1
Lupinus hispanicus	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	1
Mibora minima	0,05	0,00	0,05	0,00	0,00	2
Ornithopus compressus	0,05	0,15	0,05	0,00	0,25	10
Poa bulbosa	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	1
Rumex acetosella	0,05	0,00	0,05	0,00	0,00	2
Rumex papillaris	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	1
Spergula pentandra	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	1
Spergularia purpurea	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	1
Trifolium arvense	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	1
Trifolium campestre	0,05	0,15	0,05	0,00	0,05	6
Trifolium glomeratum	0,00	0,05	0,05	0,00	0,00	2
Tuberaria guttata	0,10	0,00	0,10	0,05	0,10	7
Veronica arvensis	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	1
Vulpia ciliata	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	1
Vulpia sp.	0,00	0,00	0,05	0,05	0,00	2
suma						105

densidad media de semillas por sonda
suma total
DATOS SONDA BAJA

Anexo 3.	Media ± SE y frecuencia de aparición de semillas llegadas a las muestras de lluvia de semillas en pastizales pastoreados y matorrales no pastoreados (Past = Pastizales pastoreados; Mat = Matorrales sin pastoreo). Se muestra también la significación en el test de la U de Mann-Whitney para diferencias en la densidad de semillas. Los asteriscos indican aquellas especies que presentaron diferencias significativas en la densidad de semillas, pero que sólo se encuentran presentes en una de las zonas. En todos los casos, n= 10.

	PASTIZALES			MATORRALES			
	media	SE	%	media	SE	%	p
Anagalis minima	0,60	0,60	1	-	-	0	-
Andryala integrifolia	4,00	3,10	9	3,80	1,16	14	-
Anthemis arvensis	1,60	0,75	5	0,40	0,40	1	-
Anthyllis lotoides	-	-	0	0,60	0,40	3	-
Aphanes microcarpa	43,80	9,48	62	-	-	0	0,01*
Arenaria leptoclados	2,00	2,00	2	-	-	0	-
Asterolinon linum-stellatum	-	-	0	0,80	0,58	2	-
Biserrula pelecinus	1,20	1,20	1	-	-	0	-
Bellardia trixago	-	-	0	0,20	0,20	1	-
Brassica barrelieri	0,40	0,24	2	-	-	0	-
Briza maxima	-	-	0	0,60	0,60	2	-
Bromus hordeaceus	-	-	0	0,20	0,20	1	-
Bromus tectorum	-	-	0	0,20	0,20	1	-
Campanula lusitanica	-	-	0	14,60	12,16	18	0,04*
Capsella bursa-pastoris	0,80	0,80	2	-	-	0	-
Cerastium glomeratum	1,40	1,40	3	-	-	0	-
Cerastium gracile	-	-	0	4,20	2,75	12	0,04*
Cerastium semidecandrum	77,00	54,55	50	5,60	4,61	10	0,05
Chondrilla juncea	0,20	0,20	1	0,40	0,40	1	-
Coronilla minima	-	-	0	1,20	0,58	5	-
Corynephorus canescens	1,00	0,45	5	21,80	10,20	29	0,04
Crassula tillaea	151,60	64,66	61	14,60	10,12	17	-
Crepis capillaris	2,00	0,63	9	2,80	0,97	13	-
Crepis taraxacifolia	-	-	0	0,40	0,24	2	-
Dactylis glomerata	0,20	0,20	1	14,00	11,41	24	-
Erodium ciconium	0,20	0,20	1	-	-	0	-
Erodium cicutarium	0,20	0,20	1	-	-	0	-
Erophila verna	10,80	6,41	16	1,80	1,11	4	-
Euphorbia exigua	0,20	0,20	1	-	-	0	-
Evax carpetana	0,40	0,40	1	-	-	0	-
Filago lutescens	5,00	1,87	19	0,60	0,40	2	0,02
Galium parisiense	20,00	18,77	15	1,00	0,45	4	-
Geranium molle	0,40	0,40	1	-	-	0	-
Heliotropium europaeum	0,80	0,58	4	-	-	0	-
Herniaria hirsuta	28,00	16,62	38	-	-	0	0,01*
Holcus setiglumis	-	-	0	3,60	3,36	6	-
Holosteum umbellatum	2,00	1,52	7	1,60	1,17	4	-
Hypochaeris glabra	0,80	0,49	3	2,80	2,33	4	-
Jasione montana	-	-	0	10,00	3,27	25	0,04*
Juncus capitatus	0,20	0,20	1	-	-	0	-
Lamium amplexicaule	-	-	0	0,20	0,20	1	-
Lathyrus angulatus	-	-	0	0,40	0,24	2	-
Lavandula stoechas	-	-	0	58,20	17,98	76	0,01*
Legousia castellana	0,20	0,20	1	2,80	1,50	9	-
Leontodon taraxacoides	1,60	0,40	7	-	-	0	0,01*
Linaria spartea	0,60	0,60	3	0,80	0,58	3	-
Logfia gallica	13,60	5,43	27	2,40	2,16	3	0,04
Logfia minima	9,40	4,26	16	3,80	3,31	6	-
Mibora minima	8,60	3,84	17	26,80	16,80	35	-
Micropyrum tenellum	-	-	0	0,40	0,24	2	-
Moenchia erecta	2,80	1,83	9	0,20	0,20	1	-
Monocotiledónea bulbosa	0,20	0,20	1	-	-	0	-
Montia minor	1,20	0,97	6	-	-	0	-
Myosotis spp.	0,20	0,20	1	0,80	0,80	3	-
Ornithopus compressus	0,40	0,40	2	-	-	0	-

	PASTIZALES			MATORRALES			
	media	SE	%	media	SE	%	p
Papaver dubium	-	-	0	0,20	0,20	1	-
Plantago coronopus	1,00	0,45	5	-	-	0	-
Plantago lagopus	0,60	0,60	1	-	-	0	-
Plantago lanceolata	0,80	0,80	1	-	-	0	-
Poa annua	1,40	1,40	2	0,40	0,40	2	-
Poa bulbosa	21,80	7,37	44	1,20	0,97	5	0,01
Psilurus incurvus	-	-	0	1,00	0,63	4	-
Ranunculus paludosus	0,20	0,20	1	-	-	0	-
Rumex acetosella	1,20	0,58	3	0,20	0,20	1	-
Rumex papillaris	0,20	0,20	1	-	-	0	-
Sagina apetala	1,40	1,40	3	-	-	0	-
Sanguisorba minor	0,20	0,20	1	-	-	0	-
Scirpus setaceus	0,20	0,20	1	-	-	0	-
Sedum caespitosum	18,80	4,75	33	-	-	0	0,01*
Silene scabrifolia	-	-	0	0,40	0,24	2	-
Sisymbrium officinalis	0,20	0,20	1	-	-	0	-
Spergula arvensis	1,60	0,93	6	-	-	0	-
Spergula pentandra	5,40	2,38	11	-	-	0	0,04*
Spergularia purpurea	112,00	38,89	49	1,20	0,73	3	0,03
Stellaria media	2,40	2,16	6	-	-	0	-
Teesdalia coronopifolia	0,80	0,37	3	2,20	0,97	10	-
Tolpis barbata	6,20	1,20	17	3,60	3,11	11	-
Trifolium angustifolium	-	-	0	0,80	0,58	4	-
Trifolium arvense	0,40	0,24	2	0,20	0,20	1	-
Trifolium campestre	1,20	0,80	4	2,20	1,02	8	-
Trifolium dubium	0,60	0,60	3	-	-	0	-
Trifolium glomeratum	13,60	10,91	9	-	-	0	0,01*
Trifolium suffocatum	0,40	0,40	2	-	-	0	-
Tuberaria guttata	76,40	19,36	62	33,40	10,38	49	-
Veronica arvensis	0,60	0,60	2	0,20	0,20	1	-
Veronica verna	6,60	3,26	16	7,40	5,07	12	-
Vicia lathyroides	-	-	0	0,60	0,24	3	-
Vulpia ciliata	1,60	1,03	6	0,80	0,37	3	-
Vulpia muralis	4,80	2,01	13	11,80	3,28	27	-
Vulpia myuros	0,20	0,20	1	6,20	5,21	12	-
Vulpia spp.	13,40	5,91	27	20,20	6,65	39	-

Anexo 4.	Media ± SE y frecuencia de aparición de semillas llegadas a las muestras de endozoocoria (V = vaca; C = caballo; Rpast = conejo en pastizales pastoreados; Rmat = conejo en matorrales sin pastoreo). Los números indican la secuencia de fechas del muestreo

	1V		2V		3V		4V		5V	
	media	SE	media	SE	media	SE	media	SE	media	SE
Anthemis arvensis					2,50	0,65	0,13	0,13		
Anthyllis lotoides										
Aphanes microcarpa			0,13	0,13			0,25	0,16		
Arabis hirsuta										
Arenaria leptoclados										
Arrhenatherum album					0,63	0,63				
Bisserula pelecinus	0,13	0,13								
Bromus tectorum					0,25	0,16				
Capsella bursa-pastoris	0,25	0,16	0,13	0,13						
Cardamine hirsuta									0,13	0,13
Carex divisa										
Cerastium glomeratum					0,38	0,26				
Cerastium gracile										
Cerastium semidecandrum			0,75	0,41	0,13	0,13				
Corynephorus canescens			0,13	0,13						
Crassula tillaea			0,13	0,13	0,13	0,13				
Cynodon dactylon					0,13	0,13				
Dactylis glomerata			0,13	0,13					0,50	0,50
Daucus sp.					0,13	0,13				
Erodium cicutarium										
Filago lutescens										
Galium parisiense					0,88	0,30				
Geranium molle	0,13	0,13			0,38	0,38	0,38	0,18		
Heliotropium europaeum							0,13	0,13		
Herniaria hirsuta	0,13	0,13	0,13	0,13	6,38	2,22	2,75	0,67		
Holosteum umbellatum										
Juncus bufonius	5,13	1,72	2,00	5,41	17,00	4,65	1,50	0,77	0,13	0,13
Leontodon taraxacoides					0,25	0,25				
Malva sp.			0,13	0,13						
Mibora minima										
Moenchia erecta					0,25	0,16				
Myosotis spp.										
Ornithopus compressus					2,88	0,97	0,38	0,18		
Paronychia argentea					0,25	0,16				
Plantago bellardi					0,13	0,13				
Plantago coronopus	0,13	0,13			1,63	0,53	0,13	0,13		
Plantago lagopus					2,75	0,67	0,13	0,13		
Plantago lanceolata										
Poa annua	0,50	0,19	0,75	0,41	0,13	0,13			8,00	5,54
Poa bulbosa									0,50	0,27
Psilurus incurvus										
Radiola linoides	0,13	0,13								
Rumex acetosella										
Sagina apetala	0,13	0,13	0,13	0,13	0,25	0,16				
Scirpus holoschoenus										
Scirpus setaceus			0,75	0,75	0,13	0,13				
Sedum caespitosum					0,13	0,13				
Silene scabriflora					0,13	0,13				
Spergula arvensis	0,13	0,13								
Spergula pentandra										
Spergularia purpurea	0,38	0,26	1,00	0,63	5,00	1,39				
Stellaria media	0,13	0,13	0,13	0,13					0,63	0,32
Tolpis barbata										
Trifolium arvense					0,25	0,16	1,50	0,57		
Trifolium campestre			1,75	0,65	1,00	0,42	2,50	0,87		
Trifolium dubium			1,88	0,83	1,50	0,42	0,88	0,59		
Trifolium glomeratum			0,50	0,33	6,50	1,96	4,75	1,36	0,25	0,25
Trifolium scabrum					0,50	0,33				
Trifolium sp.			0,25	0,25	2,13	1,22	1,13	3,32	0,13	0,13
Trifolium striatum							0,38	0,38		
Trifolium suffocatum										
Trifolium tomentosum					0,13	0,13				
Tuberaria guttata	5,75	1,49	22,50	4,91	1,75	2,62	0,25	0,16		
Veronica verna					0,13	0,13				
Vulpia ciliata										
Vulpia muralis	1,75	0,67	0,88	0,23	0,25	0,16				
Vulpia myuros	1,25	0,73								
Vulpia sp.					1,00	0,50	0,13	0,13	0,13	0,13

	1C		2C		3C		4C		5C	
	media	SE	media	SE	media	SE	media	SE	media	SE
Anthemis arvensis					0,50	0,33				
Anthyllis lotoides										
Aphanes microcarpa	0,13	0,13			0,25	0,25				
Arabis hirsuta										
Arenaria leptoclados									0,13	0,13
Arrhenatherum album										
Bisserula pelecinus										
Bromus tectorum					0,13	0,13				
Capsella bursa-pastoris									0,38	0,18
Cardamine hirsuta										
Carex divisa			0,13	0,13						
Cerastium glomeratum			0,88	0,30	0,13	0,13	0,25	0,16		
Cerastium gracile	0,50	0,27								
Cerastium semidecandrum									0,25	0,25
Corynephorus canescens										
Crassula tillaea										
Cynodon dactylon										
Dactylis glomerata	0,13	0,13	0,63	0,32	0,13	0,13			0,63	0,32
Daucus sp.										
Erodium cicutarium									0,13	0,13
Filago lutescens	0,13	0,13								
Galium parisiense										
Geranium molle			0,13	0,13						
Heliotropium europaeum							0,50	0,38		
Herniaria hirsuta					5,38	2,39	0,50	0,38		
Holosteum umbellatum					0,13	0,13				
Juncus bufonius	3,63	1,41	17,88	3,47	2,25	3,55	0,88	0,23		
Leontodon taraxacoides										
Malva sp.					0,13	0,13				
Mibora minima							0,13	0,13		
Moenchia erecta										
Myosotis spp.					0,13	0,13				
Ornithopus compressus					0,13	0,13	0,63	0,26		
Paronychia argentea					1,63	1,16				
Plantago bellardi					0,13	0,13				
Plantago coronopus					0,13	0,13	0,50	0,19		
Plantago lagopus					0,63	0,38				
Plantago lanceolata					0,13	0,13				
Poa annua	7,88	1,39	5,63	1,19	1,38	0,32	0,13	0,13	16,50	8,58
Poa bulbosa									0,50	0,27
Psilurus incurvus	0,13	0,13								
Radiola linoides	0,13	0,13								
Rumex acetosella					0,50	0,27				
Sagina apetala	0,38	0,26	0,13	0,13						
Scirpus holoschoenus										
Scirpus setaceus	0,13	0,13								
Sedum caespitosum										
Silene scabriflora										
Spergula arvensis										
Spergula pentandra			0,13	0,13						
Spergularia purpurea	0,25	0,25			0,13	0,13				
Stellaria media	0,13	0,13							0,25	0,25
Tolpis barbata										
Trifolium arvense					0,63	0,42	1,00	0,50		
Trifolium campestre			0,13	0,13	0,50	0,50				
Trifolium dubium			0,63	0,26	1,63	0,56	0,25	0,16		
Trifolium glomeratum			0,38	0,26	7,75	2,48	7,50	0,82	0,13	0,13
Trifolium scabrum										
Trifolium sp.					2,88	1,43	7,63	2,70		
Trifolium striatum					0,13	0,13				
Trifolium suffocatum							0,13	0,13		
Trifolium tomentosum										
Tuberaria guttata			0,25	0,25	0,25	0,25				
Veronica verna										
Vulpia ciliata										
Vulpia muralis	2,38	0,73	0,38	0,18			0,25	0,25	0,63	0,38
Vulpia myuros										
Vulpia sp.			1,00	0,19	1,88	0,83				

	Rpast		Rmat	
	media	SE	media	SE
Anthemis arvensis	0,25	0,25		
Anthyllis lotoides	0,13	0,13		
Aphanes microcarpa	0,25	0,16		
Arabis hirsuta	0,13	0,13		
Arenaria leptoclados				
Arrhenatherum album				
Bisserula pelecinus				
Bromus tectorum				
Capsella bursa-pastoris	2,50	1,42	1,13	0,67
Cardamine hirsuta				
Carex divisa				
Cerastium glomeratum				
Cerastium gracile				
Cerastium semidecandrum				
Corynephorus canescens				
Crassula tillaea				
Cynodon dactylon				
Dactylis glomerata				
Daucus sp.				
Erodium cicutarium				
Filago lutescens				
Galium parisiense	0,13	0,13		
Geranium molle				
Heliotropium europaeum				
Herniaria hirsuta	5,38	3,33		
Holosteum umbellatum				
Juncus bufonius	1,38	0,82	0,63	0,32
Leontodon taraxacoides	0,50	0,33	0,13	0,13
Malva sp.				
Mibora minima				
Moenchia erecta				
Myosotis spp.	0,13	0,13		
Ornithopus compressus				
Paronychia argentea				
Plantago bellardi				
Plantago coronopus	0,75	0,62		
Plantago lagopus				
Plantago lanceolata				
Poa annua	0,88	0,74	0,13	0,13
Poa bulbosa				
Psilurus incurvus				
Radiola linoides				
Rumex acetosella				
Sagina apetala				
Scirpus holoschoenus			0,13	0,13
Scirpus setaceus				
Sedum caespitosum				
Silene scabriflora				
Spergula arvensis				
Spergula pentandra				
Spergularia purpurea	0,38	0,26	0,38	0,26
Stellaria media				
Tolpis barbata	0,38	0,18	0,25	0,16
Trifolium arvense	0,13	0,13		
Trifolium campestre				
Trifolium dubium				
Trifolium glomeratum			0,25	0,25
Trifolium scabrum				
Trifolium sp.				
Trifolium striatum				
Trifolium suffocatum				
Trifolium tomentosum				
Tuberaria guttata	0,50	0,38		
Veronica verna				
Vulpia ciliata	0,13	0,13		
Vulpia muralis	0,75	0,37	0,50	0,33
Vulpia myuros	0,13	0,13	0,25	0,16
Vulpia sp.				

Anexo 5.	Media ± SE de semillas llegadas a las muestras de exozoocoria en pastizales pastoreados y matorrales no pastoreados (Past = Pastizales pastoreados; Mat = Matorrales sin pastoreo).

	exozoocoria past		exozoocoria mat	
	media	SE	media	SE
Agrostis castellana	1,17	0,79	0,33	0,21
Aira caryophyllea	0,17	0,17	1,50	0,96
Anagallis minima				
Andryala integrifolia			0,17	0,17
Anthemis arvensis				
Anthoxanthum aristatum				
Anthyllis lotoides				
Aphanes microcarpa	0,17	0,17	0,17	0,17
Arabis hirsuta				
Arenaria leptoclados				
Arrhenatherum album			0,33	0,33
Bisserula pelecinus				
Brassica barrelieri				
Briza maxima				
Bromus hordaceus			0,67	0,67
Bromus tectorum			1,17	0,83
Campanula lusitanica			0,33	0,21
Capsella bursa-pastoris	0,33	0,33		
Cardamine hirsuta	0,17	0,17		
Carex divisa				
Cerastium glomeratum				
Cerastium gracile			0,67	0,67
Cerastium semidecandrum	0,17	0,17		
Chenopodium album	0,50	0,22		
Corynephorus canescens	0,83	0,83	68,00	38,91
Corynephorus fasciculatus			0,17	0,17
Crassula tillaea	2,33	1,56		
Crepis capillaris			0,33	0,21
Cynodon dactylon				
Dactylis hispanica			1,17	0,75
Daucus sp.	6,67	4,78	0,83	0,65
Epilobium sp.	0,83	0,83		
Erodium cicutarium				
Erophila verna	0,33	0,33		
Euphorbia exigua				
Evax carpetana				
Filago lutescens	0,17	0,17		
Galium parisiense	6,00	1,79	35,83	15,57
Geranium molle				
Heliotropium europaeum	0,17	0,17	0,17	0,17
Herniaria hirsuta	68,50	15,46		
Holcus setiglumis	0,17	0,17	1,67	0,33
Holosteum umbellatum				
Hordeum murinum	0,33	0,33		
Hypochoeris glabra	1,00	0,26	0,17	0,17
Jasione montana	0,17	0,17	1,83	0,60
Juncus bufonius				
Juncus capitatus				
Lamium amplexicaule				

	exozoocoria past		exozoocoria mat	
	media	SE	media	SE
Lavandula stoechas			0,50	0,22
Leontodon taraxacoides	0,83	0,48		
Linaria spartea			0,17	0,17
Logfia gallica				
Logfia minima	1,83	1,64		
Malva sp.				
Mibora minima	2,67	2,29	0,50	0,22
Micropyrum tenellum			0,17	0,17
Moenchia erecta	0,17	0,17		
Montia minor				
Myosotis spp.	0,33	0,21	0,83	0,31
Ornithopus compressus			0,50	0,50
Plantago bellardi				
Plantago coronopus				
Plantago lagopus				
Plantago lanceolata				
Poa annua	2,83	1,01	0,17	0,17
Poa bulbosa	2,50	1,63	0,83	0,40
Polycarpon tetraphyllum				
Psilurus incurvus			1,17	1,17
Radiola linoides				
Ranunculus paludosus	0,83	0,65		
Rumex acetosella				
Rumex papillaris				
Sagina apetala	0,50	0,50		
Sanguisorba minor				
Scirpus holoschoenus	0,17	0,17		
Scirpus setaceus				
Scleranthus annuus				
Sedum caespitosum	5,17	3,67	1,17	1,17
Silene scabriflora				
Sisymbrium officinale	0,17	0,17		
Spergula arvensis			0,17	0,17
Spergula pentandra				
Spergularia purpurea	0,33	0,21	1,33	1,33
Stellaria media	0,33	0,33		
Teesdalia coronopifolia	0,17	0,17		
Tolpis barbata	0,33	0,21	0,17	0,17
Trifolium angustifolium			0,50	0,34
Trifolium arvense	0,17	0,17	0,17	0,17
Trifolium campestre	0,17	0,17		
Trifolium cernuum			0,17	0,17
Trifolium dubium				
Trifolium glomeratum	1,17	0,60		
Trifolium scabrum				
Trifolium striatum	1,17	1,17		
Trifolium subterraneum				
Trifolium suffocatum	0,17	0,17		
Trifolium tomentosum				

	exozoocoria past		exozoocoria mat	
	media	SE	media	SE
Tuberaria guttata	6,67	2,91	4,33	0,99
Umbilicus rupestris	0,17	0,17		
Valerianela carinata			0,17	0,17
Veronica arvensis				
Veronica verna			0,17	0,17
Vicia lathyroides				
Vulpia ciliata	1,83	0,91	7,17	3,94
Vulpia muralis	10,50	2,70	44,50	6,79
Vulpia myuros	2,33	0,71	4,83	1,89
Vulpia sp.	8,67	2,60	27,50	11,02

Anexo 6.	Frecuencia de aparición (%) y mediana de especies recogidas en los muestreos del experimento de siembra con excrementos de vaca en matorrales no pastoreados (S = siembra; C = control).

	siembra 1998		siembra 1999		control 1998		control 1999		invernadero
	frecuencia	mediana	frecuencia	mediana	frecuencia	mediana	frecuencia	mediana	total
Agrostis castellana	5	0	5	0	2,5	0	7,5	0	8
Aira caryophyllea			2,5	0					0
Alyssum granatense	5	0			12,5	0	2,5	0	0
Andryala integrifolia	40	0	32,5	0	32,5	0	42,5	0	0
Anthemis arvensis	45	0	97,5	1	5	0	2,5	0	71
Anthyllis cornicina			2,5	0			2,5	0	0
Anthyllis lotoides	42,5	0	22,5	0	50	0,5	37,5	0	0
Aphanes microcarpa	10	0	17,5	0	5	0	12,5	0	5
Arenaria leptoclados			20	0					9
Arrhenatherum album			2,5	0	2,5	0	5	0	0
Asparagus acutifolius							2,5	0	0
Asterolinon linum-stellatum	55	1	47,5	0	65	1	60	1	0
Bellardia trixago			5	0			5	0	0
Bisserula pelecinus	7,5	0	5	0					0
Brassica barrelieri	2,5	0							0
Briza maxima	2,5	0					2,5	0	0
Bromus tectorum	17,5	0	7,5	0	27,5	0	5	0	0
Campanula lusitanica	22,5	0	30	0	15	0	65	1	0
Cerastium glomeratum									1
Cerastium gracile	17,5	0	5	0	32,5	0	15	0	1
Cerastium semidecandrum	7,5	0	5	0			2,5	0	1
Chenopodium sp.									1
Coronilla minima	47,5	0	57,5	1	47,5	0	62,5	1	0
Corynephorus canescens	27,5	0	15	0	17,5	0	12,5	0	24
Crassula tillaea	10	0	2,5	0	22,5	0			0
Crepis capillaris	57,5	1	37,5	0	62,5	1	45	0	0
Crepis taraxacifolia	10	0	7,5	0	17,5	0	12,5	0	0
Cruciata pedemontana	2,5	0							0
Cynodon dactylon									1
Dactylis glomerata	20	0	25	0	15	0	10	0	11
Daucus carota			2,5	0					0
Dipcadi serotinum	2,5	0			2,5	0			0
Erodium cicutarium	2,5	0							1
Erophila verna					5	0			0
Evax carpetana	10	0	10	0			7,5	0	0
Filago lutescens	10	0	15	0	7,5	0	10	0	2
Galium parisiense	32,5	0	35	0	32,5	0	25	0	4
Geranium molle	5	0	2,5	0	2,5	0			1
Halimium viscosum	2,5	0	2,5	0					0
Helianthemum apeninnum			27,5	0					0
Helichrysum stoechas	2,5	0							0
Heliotropium europaeum	67,5	1			10	0			6
Herniaria hirsuta	2,5	0	47,5	0			2,5	0	131
Holcus setiglumis			7,5	0	2,5	0	17,5	0	1
Holosteum umbellatum	2,5	0			12,5	0	5	0	0
Hypochoeris glabra	30	0	7,5	0	22,5	0	12,5	0	0
Jasione montana	70	1	52,5	1	82,5	1	95	1	0
Juncus bufonius			2,5	0					353
Lactuca serriola					2,5	0	2,5	0	0
Lamium amplexicaule					2,5	0			0
Lathyrus angulatus	12,5	0	15	0	12,5	0	20	0	0
Lavadula stoechas	95	1	72,5	1	97,5	2	90	1	0
Legousia castellana									3
Leontodon taraxacoides	25	0	10	0	22,5	0	10	0	0
Linaria spartea	30	0	15	0	32,5	0	42,5	0	0
Logfia gallica	2,5	0	5	0	2,5	0	2,5	0	0
Logfia minima	22,5	0	22,5	0	20	0	20	0	4
Lupinus hispanicus	17,5	0	15	0	20	0	12,5	0	0
Mibora minima	85	1	67,5	1	82,5	1	75	1	2
Micropyrum tenellum	7,5	0	40	0	10	0	35	0	1
Moenchia erecta			2,5	0	5	0	5	0	0
Muscari comosum									0
Myosotis sp.	25	0			15	0	2,5	0	1
Ornithopus compressus	85	1	80	1	62,5	1	60	1	47
Ornithopus perpusillus	5	0	85	1			10	0	5

	siembra 1998		siembra 1999		control 1998		control 1999		invernadero
	frecuencia	mediana	frecuencia	mediana	frecuencia	mediana	frecuencia	mediana	total
Parentucelia latifolia			5	0					0
Petrorhagia nanteuilli	2,5	0							0
Plantago bellardii	2,5	0	7,5	0					2
Plantago coronopus	10	0							49
Plantago lagopus	10	0	5	0					5
Poa annua					2,5	0	2,5	0	33
Poa bulbosa	40	0	52,5	1	52,5	1	55	1	4
Psilurus incurvus	10	0	55	1	17,5	0	65	1	19
Pterocephalus diandrus	2,5	0							0
Quercus rotundifolia			2,5	0	5	0	7,5	0	0
Ranunculus paludosus	2,5	0	5	0					1
Ranunculus parviflorus			5	0					0
Rumex acetosella	17,5	0	32,5	0	20	0	20	0	0
Sagina apetala									2
Sanguisorba minor	2,5	0	2,5	0	2,5	0	2,5	0	0
Sedum caespitosum					2,5	0			0
Senecio lividus	5	0			2,5	0			0
Scleranthus annuus							2,5	0	0
Sherardia arvensis	2,5	0	12,5	0					6
Silene scabriflora	50	0,5	35	0	52,5	1	45	0	1
Sisymbrium oficinale			2,5	0					0
Spergula pentandra			2,5	0					0
Spergularia purpurea			2,5	0					7
Stellaria media									2
Teesdalia coronopifolia	47,5	0	17,5	0	80	1	32,5	0	0
Thymus mastichina	20	0	22,5	0	27,5	0	27,5	0	0
Tolpis barbata	7,5	0	7,5	0	5	0	10	0	0
Trifolium angustifolium	5	0	10	0	12,5	0	15	0	0
Trifolium arvense	20	0	25	0	25	0	10	0	3
Trifolium campestre	72,5	1	92,5	1	45	0	55	1	181
Trifolium cernuum			10	0					0
Trifolium cherleri	2,5	0	12,5	0					1
Trifolium dubium	12,5	0	15	0	5	0			29
Trifolium gemellum							2,5	0	0
Trifolium glomeratum	67,5	1	100	3	10	0	7,5	0	298
Trifolium phleoides			10	0					1
Trifolium scabrum	2,5	0	2,5	0					0
Trifolium smyrnaeum	0	0	5	0					0
Trifolium striatum	22,5	0	65	1	2,5	0			42
Trifolium strictum			2,5	0					0
Trifolium suffocatum									1
Trifolium tomentosum			2,5	0					8
Trisetum paniceum									1
Tuberaria guttata	75	1	87,5	1	82,5	1	95	1	11
Valerianella carinata	25	0	2,5	0	32,5	0	2,5	0	0
Veronica arvensis	0	0	2,5	0	2,5	0	5	0	0
Veronica verna	25	0	27,5	0	27,5	0	32,5	0	0
Vicia lathyroides	30	0	22,5	0	42,5	0	20	0	1
Viola kitaibeliana	2,5	0							0
Vulpia ciliata	10	0	40	0	10	0	32,5	0	0
Vulpia muralis	70	1	67,5	1	57,5	1	70	1	18
Vulpia myuros	7,5	0	27,5	0	12,5	0	15	0	12
Vulpia sp.	22,5	0			27,5	0			46
Germinación	2,5	0			5	0			

Anexo 7.	Lista de especies encontradas a lo largo de todos los muestreos efectuados durante la tesis, con las abreviaturas utilizadas en el texto.

NOMBRE ESPECIE	AUTORIDAD	ABREVIATURA
Agrostis castellana	Boiss. et Reuter	AGRCAS
Aira caryophyllea	L.	AIRCAR
Aira praecox	L.	AIRPRA
Alyssum granatense	Boiss. et Reuter	ALYGRA
Anagallis minima	(L.) E.H.L.Krause	ANAMIN
Anchusa undulata	L.	ANCUND
Andryala integrifolia	L.	ANDINT
Anthemis arvensis	L.	ANTARV
Anthoxanthum aristatum	Boiss.	ANTARI
Anthyllis cornicina	L.	ANTCOR
Anthyllis lotoides	L.	ANTLOT
Aphanes microcarpa	(Boiss. et Reuter) Rothm.	APHMIC
Arabis hirsuta	(L.) Scop.	ARAHIR
Arenaria leptoclados	(Reichenb.) Guss.	ARELEP
Arrhenatherum album	(Vahl) W.D.Clayton	ARRALB
Asparagus acutifolius	L.	ASPACU
Asterolinon linum-stellatum	(L.) Duby	ASTLIN
Avena barbata	Pott ex Link	AVEBAR
Bellardia trixago	(L.) All.	BELTRI
Biserrula pelecinus	L.	BISPEL
Brassica barrelieri	(L.) Janka	BRABAR
Briza maxima	L.	BRIMAX
Bromus hordeaceus	L.	BROHOR
Bromus tectorum	L.	BROTEC
Campanula lusitanica	L.	CAMLUS
Capsella bursa-pastoris	(L.) Medicus	CAPBUR
Cardamine hirsuta	L.	CARHIR
Carex divisa	Hudson	CARDIV
Carlina corymbosa	L.	CARCOR
Centranthus calcitrapae	(L.) Dufresne	CENCAL
Cerastium brachypetalum	Pers.	CERBRA
Cerastium glomeratum	Thuill.	CERGLO
Cerastium gracile	Dufour	CERGRA
Cerastium semidecandrum	L.	CERSEM
Convolvulus arvensis	L.	CONARV
Conyza bonariensis	(L.) Cronq.	CONBON
Coronilla minima	L.	CORMIN
Corrigiola telephiifolia	Pourret	CORTEL
Corynephorus canescens	(L.) Beauv.	CORCAN
Corynephorus fasciculatus	Boiss. et Reuter	CORFAS
Crassula tillaea	Lester-Garland	CRATIL
Crepis capillaris	(L.) Wallr.	CRECAP
Crepis taraxacifolia	L.	CRETAR
Cruciata pedemontana	(Bell.) Ehrend.	CRUPED
Cynodon dactylon	(L.) Pers.	CYNDAC
Cytisus scoparius	(L.) Link	CYTSCO
Chamaemelum mixtum	(L.) All.	CHAMIX
Chenopodium sp.		CHENOP
Chondrilla juncea	L.	CHOJUN
Dactylis glomerata	L.	DACGLO
Daucus sp.		DAUCUS
Dipcadi serotinum	(L.) Medicus	DIPSER
Epilobium sp.		EPILOB
Erodium ciconium	(L.) L'Hér.	EROCICO
Erodium cicutarium	(L.) L'Hér.	EROCICU
Erophila verna	(L.) Chevall.	EROVER

NOMBRE ESPECIE	AUTORIDAD	ABREVIATURA
Eryngium campestre	L.	ERYCAM
Eryngium tenue	Lam.	ERYTEN
Euphorbia exigua	L.	EUPEXI
Evax carpetana	Lange	EVACAR
Exaculum pusillum	(Lam.) Caruel	EXAPUS
Festuca ampla	Hackel	FESAMP
Filago lutescens	Jordan	FILLUT
Galium parisiense	L.	GALPAR
Geranium molle	L.	GERMOL
Halimium viscosum	(Willk.) P. Silva	HALVIS
Helianthemum apenninum	(L.) Miller	HELAPE
Helichrysum stoechas	(L.) Moench.	HELSTO
Heliotropium europaeum	L.	HELEUR
Herniaria hirsuta	L.	HERHIR
Holcus setiglumis	Boiss. et Reuter	HOLSET
Holosteum umbellatum	L.	HOLUMB
Hordeum murinum	L.	HORMUR
Hypochoeris glabra	L.	HYPGLA
Jasione montana	L.	JASMON
Juncus bufonius	L.	JUNBUF
Juncus capitatus	Weigel.	JUNCAP
Lactuca serriola	L.	LACSER
Lamium amplexicaule	L.	LAMAMP
Lathyrus angulatus	L.	LATANG
Lavandula stoechas	L.	LAVSTO
Legousia castellana	(Lange) Samp.	LEGCAS
Leontodon taraxacoides	(Will.) Mérat	LEOTAR
Linaria spartea	(L.) Willd.	LINSPA
Logfia gallica	(L.) Cosson et Germ.	LOGGAL
Logfia minima	(Sm.) Dumort.	LOGMIN
Lolium rigidum	Gaudin	LOLRIG
Lophochloa cristata	(L.) Hyl.	LOPCRI
Lupinus hispanicus	Boiss. et Reuter	LUPHIS
Malva sp.		MALVA
Melica ciliata	L.	MELCIL
Merendera pyrenaica	(Pourret) P. Fourn.	MERPYR
Mibora minima	(L.) Desv.	MIBMIN
Micropyrum tenellum	(L.) Link	MICTEN
Moenchia erecta	(L.) Gaertner, B. Meyer et Scherb.	MOEERE
Montia minor	Gmel.	MONMIN
Muscari comosum	(L.) Miller	MUSCOM
Myosotis spp.		MYOSOT
Ornithogallum umbellatum	L.	ORNUMB
Ornithopus compressus	L.	ORNCOM
Ornithopus perpusillus	L.	ORNPER
Papaver dubium	L.	PAPDUB
Parentucellia latifolia	(L.) Caruel	PARLAT
Paronychia argentea	Lam.	PARARG
Petrorhagia nanteuillii	(Burnat) P.W. Ball. Et Heyw.	PETNAN
Plantago bellardi	All.	PLABEL
Plantago coronopus	L.	PLACOR
Plantago lagopus	L.	PLALAG
Plantago lanceolata	L.	PLALAN
Poa annua	L.	POAANN
Poa bulbosa	L.	POABUL
Polycarpon tetraphyllum	(L.) L.	POLTET
Psilurus incurvus	(Gouan) Schinz et Thell	PSIINC
Pterocephalus diandrus	(Lag.)	PTEDIA

NOMBRE ESPECIE	AUTORIDAD	ABREVIATURA
Quercus rotundifolia	Lam.	QUEROT
Radiola linoides	Roth	RADLIN
Ranunculus paludosus	Poiret	RANPAL
Ranunculus parviflorus	L.	RANPAR
Romulea bulbocodium	(L.) Sebastiani et Mauri	ROMBUL
Rumex acetosella	L.	RUMACE
Rumex papillaris	Boiss. et Reuter	RUMPAP
Sagina apetala	Ard.	SAGAPE
Sanguisorba minor	Scop.	SANMIN
Scilla autumnalis	L.	SCIAUT
Scirpus holoschoenus	L.	SCIHOL
Scirpus setaceus	L.	SCISET
Scleranthus annuus	L.	SCLANN
Sedum caespitosum	(Cav.) DC	SEDCAE
Senecio spp.		SENECI
Sherardia arvensis	L.	SHEARV
Silene scabriflora	Brot.	SILSCA
Sisymbrium officinale	(L.) Scop.	SISOFF
Spergula arvensis	L.	SPEARV
Spergula pentandra	L.	SPEPEN
Spergularia purpurea	(Pers) G. Don fil.	SPEPUR
Stellaria media	(L.) Vill.	STEMED
Stipa lagascae	Roemet et Schultes	STILAG
Taeniatherum caput-medusae	(L.) Nevski	TAECAP
Teesdalia coronopifolia	(J.P. Bergeret) Thell.	TEECOR
Thapsia villosa	L.	THAVIL
Thymus mastichina	L.	THYMAS
Tolpis barbata	(L.) Gaertner	TOLBAR
Trifolium angustifolium	L.	TRIANG
Trifolium arvense	L.	TRIARV
Trifolium campestre	Schreber	TRICAM
Trifolium cernuum	Brot.	TRICEE
Trifolium cherleri	L.	TRICHE
Trifolium dubium	Sibth.	TRIDUB
Trifolium gemellum	Pourret ex Willd.	TRIGEM
Trifolium glomeratum	L.	TRIGLO
Trifolium phleoides	Pourret ex Willd.	TRIPHL
Trifolium resupinatum	L.	TRIRES
Trifolium scabrum	L.	TRISCA
Trifolium spp.		TRISPP
Trifolium smyrnaeum	Boiss.	TRISMY
Trifolium striatum	L.	TRISTR
Trifolium strictum	L.	TRISTRC
Trifolium subterraneum	L.	TRISUB
Trifolium suffocatum	L.	TRISUF
Trifolium tomentosum	L.	TRITOM
Trisetum paniceum	(Lam.) Pers.	TRIPAN
Tuberaria guttata	(L.) Fourr.	TUBGUT
Umbilicus rupestris	(Salisb.) Dandy	UMBRUP
Valerianella carinata	Loisel	VALCAR
Veronica arvensis	L.	VERARV
Veronica verna	L.	VERVER
Vicia lathyroides	L.	VICLAT
Vicia lutea	L.	VICLUT
Viola kitaibeliana	Schultes	VIOKIT
Vulpia ciliata	Dumort.	VULCIL
Vulpia membranacea	(L.) Dumort.	VULMEM
Vulpia muralis	(Kunth) Nees	VULMUR

NOMBRE ESPECIE	AUTORIDAD	ABREVIATURA
Vulpia myuros	(L.) C.C. Gmelin	VULMYU
Vulpia unilateralis	(L.) Stace	VULUNI
Vulpia sp.		VULPIA

Anexo 8.	Lista de todas las especies encontradas, con las abreviaturas utilizadas en el texto, indicando su presencia (+) en cualquiera de los muestreos efectuados a lo largo de la tesis. Abreviaturas: exo = exozoocoria; endoz = endozoocoria (todos los animales); veg = vegetación; pr = primavera; ot = otoño; cont = control; past = pastizales pastoreados; mat = matorrales sin pastorear; cont. invern. = control de excrementos sembrados en el invernadero.

	EXOZOCCORIA		ENDOZ	VEGET. PASTIZALES		VEGET. MATORRALES		BANCO PASTIZALES			BANCO MATORRALES			SIEMBRA		CONTROL DE SIEMBRA		CONT INVERN
	exopast	exomat	totendo	veg96past	veg97past	veg96mat	veg97mat	pr96past	ot96past	pr97past	pr96mat	ot96mat	pr97mat	98	99	cont98	cont99	inverna
AGRCAS	+	+		+	+	+	+		+		+	+		+	+	+	+	+
AIRCAR	+	+		+	+	+			+	+					+			
AIRPRA						+												
ALYGRA				+		+	+							+		+	+	
ANAMIN				+	+			+	+	+								
ANCUND		+				+					+							
ANDINT				+	+	+	+		+	+	+	+		+	+	+	+	
ANTARV			+	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+
ANTARI					+													
ANTCOR															+		+	
ANTLOT			+		+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	
APHMIC	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
ARABIS			+	+				+										
ARELEP			+	+	+	+		+	+						+			+
ARRALB		+	+			+	+					+	+		+	+	+	
ASPACU																	+	
ASTLIN						+	+				+	+	+	+	+	+	+	
AVEBAR						+	+											
BELTRI															+		+	
BISPEL			+	+	+			+	+	+				+	+			
BRABAR				+	+	+	+			+	+			+				
BRIMAX						+						+		+			+	
BROHOR		+		+	+	+												
BROTEC		+	+			+	+				+	+	+	+	+	+	+	
CAMLUS		+				+	+				+	+	+	+	+	+	+	
CAPBUR	+		+	+	+			+	+	+								
CARHIR	+		+										+					
CARDIV			+	+	+			+	+	+								
CARCOR				+	+	+	+											
CENTRAN						+												
CERBRA						+			+			+						
CERGLO			+	+	+					+								+
CERRAM		+	+	+	+	+	+				+	+	+	+	+	+	+	+
CERSEM	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+
CONARV						+	+											
CONBON						+												
CORMIN				+		+	+				+	+	+	+	+	+	+	
CORRIGI											+		+					
CORCAN	+	+	+			+	+				+	+	+	+	+	+	+	+
CORFAS		+					+					+	+					
CRATIL	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		
CRECAP		+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
CRETAR						+	+		+					+	+	+	+	
CRUCIAN													+	+				
CYNDAC			+	+	+	+	+		+									+
CYTSCO						+	+											
CHAMIX						+	+											
CHENOP	+							+										+
CHOJUN						+												
DACGLO		+	+	+	+	+	+				+	+	+	+	+	+	+	+
DAUCUS	+	+	+												+			
DIPSER						+	+		+					+		+		
EPILOB	+																	

ANEXO 8

	EXOZOCORIA		ENDOZ	VEGET. PASTIZALES		VEGET. MATORRALES		BANCO PASTIZALES			BANCO MATORRALES			SIEMBRA		CONTROL DE SIEMBRA		CONT INVERN
	exopast	exomat	totendo	veg96past	veg97past	veg96mat	veg97mat	pr96past	ot96past	pr97past	pr96mat	ot96mat	pr97mat	98	99	cont98	cont99	inverna
EROCICO				+		+												
EROCICU			+	+	+	+	+	+	+	+			+	+				+
EROVER	+			+	+	+	+	+	+	+	+		+			+		
ERYCAM				+	+					+								
ERYTEN						+	+				+							
EUPEXI				+	+			+		+	+							
EVACAR				+	+	+	+		+					+	+		+	
EXACUL									+									
FESTUC				+	+				+									
FILLUT	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
GALPAR	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
GERMOL			+	+			+							+	+	+		+
HALUMB														+	+			
HELAPE				+								+			+			
HELSTO						+								+				
HELEUR	+	+	+	+				+	+	+	+	+	+	+		+		+
HERHIR	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+
HOLSET	+	+				+	+				+	+	+		+	+	+	+
HOLUMB			+	+		+	+							+		+	+	
HORMUR	+																	
HYPGLA	+	+		+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	
JASMON	+	+		+	+	+	+				+	+	+	+	+	+	+	
JUNBUF			+	+	+			+	+	+	+	+	+		+			+
JUNCAP				+	+			+	+	+								
LACSER								+								+	+	
LAMAMP						+	+					+				+		
LATANG						+	+						+	+	+	+	+	
LAVSTO		+				+	+				+	+	+	+	+	+	+	
LEGCAS						+	+				+	+	+					+
LEOTAR	+		+	+	+	+	+		+			+	+	+	+	+	+	
LINSPA		+		+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	
LOGGAL				+	+			+	+	+				+	+	+	+	
LOGMIN	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
LOLRIG				+														
LOPCRI						+												
LUPHIS				+		+	+				+			+	+	+	+	
MALVA			+															
MELCIL							+											
MEREND				+	+													
MIBMIN	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
MICTEN		+		+		+	+				+	+	+	+	+	+	+	+
MOEERE	+		+	+	+	+	+	+	+	+		+	+		+	+	+	
MONOCOT				+	+													
MONMIN				+	+			+	+	+								
MUSCAR						+	+											
MYOSOT	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+
ORNUMB				+	+													
ORNCOM		+	+	+	+	+	+		+		+	+	+	+	+	+	+	+
ORNPER				+										+	+		+	+
PAPDUB						+	+											
PARLAT				+	+	+	+	+	+	+		+	+		+			
PARONI			+															
PETROR								+						+				

ANEXO 8

	EXOZOOCORIA		ENDOZ	VEGET. PASTIZALES		VEGET. MATORRALES		BANCO PASTIZALES			BANCO MATORRALES			SIEMBRA		CONTROL DE SIEMBRA		CONT INVERN
	exopast	exomat	totendo	veg96past	veg97past	veg96mat	veg97mat	pr96past	ot96past	pr97past	pr96mat	ot96mat	pr97mat	98	99	cont98	cont99	inverna
PLABEL			+	+	+				+					+	+			+
PLACOR			+	+	+				+	+				+				+
PLALAG			+	+	+				+	+				+	+			+
PLALAN			+	+	+													
POAANN	+	+	+	+	+				+	+						+	+	+
POABUL	+	+	+	+	+	+	+		+	+		+	+	+	+	+	+	+
POLTET																		
PSIINC		+	+			+	+				+	+	+	+	+	+	+	+
PTEROC						+	+					+		+				
QUERCU						+	+								+	+	+	
RADLIN			+	+	+			+	+									
RANPAL	+			+	+	+	+		+					+	+			+
RANPAR															+			
ROMBUL				+	+													
RUMANG			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
RUMPAP					+			+	+									
SAGAPE	+		+	+	+			+	+	+	+	+						+
SANMIN				+	+	+	+						+	+	+	+	+	
SCILLA						+												
SCIHOL	+																	
SCISET			+		+			+	+	+								
SCLANN				+	+												+	
SEDCAE	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+				+		
SENECI					+	+	+	+	+		+			+		+		
SHEARV				+	+									+	+			+
SILSCA			+			+	+				+	+	+	+	+	+	+	+
SISOFF	+			+	+			+							+			
SPEARV		+	+	+	+			+	+	+								
SPEPEN			+	+	+	+	+	+	+	+					+			
SPEPUR	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+			+
STEMED	+		+	+	+					+								+
STILAG				+	+													
TAECAP						+	+											
TEECOR	+			+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	
THAPSIA						+	+											
THYMUS						+	+							+	+	+	+	
TOLBAR	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	
TRIANG		+				+	+				+	+	+	+	+	+	+	
TRIARV	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
TRICAM	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
TRICER		+		+				+	+						+			
TRICHE				+	+	+	+	+	+					+	+			+
TRIDUB			+	+	+			+	+		+			+	+	+		+
TRIGEL																	+	
TRIGLO	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
TRIPHL															+			+
TRIRES				+														
TRISCA			+	+		+				+				+	+			
TRISPP			+															
TRISMY						+									+			
TRISTRI	+		+	+				+		+			+	+	+	+		+
TRISTRC								+		+					+			
TRISUB				+	+			+	+	+								

ANEXO 8

	EXOZOOCORIA		ENDOZ	VEGET. PASTIZALES		VEGET. MATORRALES		BANCO PASTIZALES			BANCO MATORRALES			SIEMBRA		CONTROL DE SIEMBRA		CONT INVERN
	exopast	exomat	totendo	veg96past	veg97past	veg96mat	veg97mat	pr96past	ot96past	pr97past	pr96mat	ot96mat	pr97mat	98	99	cont98	cont99	inverna
TRISUF	+		+	+	+			+	+	+								+
TRITOM			+	+	+										+			+
TRISET																		+
TUBGUT	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
UMBRUP	+																	
VALCAR		+				+	+					+	+	+	+	+	+	
VERARV				+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	
VERVER		+	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+	
VICLAT						+	+							+	+	+	+	+
VICLUT						+	+											
VIOKIT					+									+				
VULCIL	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	
VULMEM				+			+											
VULMUR	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
VULMYU	+	+	+	+	+	+	+		+		+	+	+	+	+	+	+	+
VULUNI						+												
VULPIA	+	+	+						+	+		+	+	+		+		+

Reunido el tribunal que suscribe en el día
de la fecha, acordó calificar la presente Tesis
doctoral con Sobresaliente cum laude por unanimidad

MADRID 28/4/2000

F Juárez

Federico Filgueira

Rocío Fernández

Rocío Fernández Díaz

Reyes Tárrega

REYES TÁRREGA

TEODORO MARAÑÓN